普通高等教育地质矿产类规划教材

古生物学教程

何心一　徐桂荣　等编

地质出版社

普通高等教育地质矿产类规划教材

古生物学教程

（修 订 版）

中国地质大学

何心一　徐桂荣　等编

地质出版社

（京）新登字085号

本书经北京大学杨守仁、李淑鸾、郝守刚老师主审，并于1989年12月经地矿部古生物学课程教学指导委员会审查通过，同意做为高等院校教材出版。

※　　※　　※

普通高等教育地质矿产类规划教材

古生物学教程

（修订版）

地质矿产部教材编辑室编辑

何心一　徐桂荣　等编

*

责任编辑：薛子俭

地质出版社出版

（北京和平里）

北京地质印刷厂印刷

（北京海淀区学院路29号）

新华书店总店科技发行所发行

*

开本：787×1092 1/16 印张：16.5 字数：388000

1993年5月北京第一版·1993年5月北京第一次印刷

印数：1—3700册　　定价：7.60元

ISBN 7-116-01195-1/P·1009

前　言

本教程是遵照地矿部古生物学课程教学指导委员会的决定（1987、1989），在原《古生物学教程》的基础上重新修编的。由中国地质大学何心一、徐桂荣主编，参加编写人员有我校杨逢清、杨关秀、曾学鲁、杨式溥等同志。本书共有二十章，分工如下：何心一编写第三、九、十、十二、十三、十五、十七章，徐桂荣编写第一、二、四、五、十四、十六、十九章，杨逢清编写第七、八、十一章，杨关秀编写第十八章，曾学鲁编写第六章，杨式溥编写第二十章。图件主要由中国地质大学北京、武汉两地绘图室杨希娜、吴玉华、王润斋等同志绘制。

这次修编遵循原则及编写说明如下：

1．根据地质类专业普通古生物学教学大纲的要求，并按照地矿部古生物学课程教学指导委员会1989年12月在北京召开的会议决定有关精神，“普古”教学近年来一般为70—80学时，因此必须大力压缩篇幅，精减内容，这次修编教材即按80学时编写，总字数（包括图表）控制在35万字左右。另有与本教程配套的古生物学实习指导书，字数为15万，该指导书由杨家录、李志明编写。

2．加强基础理论、基本知识和基本技能训练。地质类专业要求古生物学更多地服务于地质学，因此，需要适当增加各类化石的地层意义和生态环境意义方面的介绍。同时也须有一定的生物学理论知识，以便更好理解地质发展史，为学好后继课打下良好基础。

3．章节安排适当调整，化石属例，尽量结合国内材料。古生物学作为一门科学，它是世界性的科学，在总的体系上应以世界先进科学的发展为依据。因此，本书对于章节的安排，比过去有较大变动。如据原口动物和后口动物发展顺序来编排章节；在化石资料等方面则尽量选用国内材料，尤其是标准化石。

4．注重实用性、科学性和先进性。这次修编力求适用于地质类专业的教学，实用性较好，系统逻辑性较强，做到论述有据，概念清楚正确。并且能大体反映国内外本学科当前发展的先进水平和新动向。

5．图表适当归并，图文紧密配合，便于学生自学。

此外，编写组自接受任务以后，曾得到杨遵仪教授、郝诒纯教授的鼓励和帮助，对这次普古编写大纲以及对绪论和其它主要章节的编写初稿均提出过宝贵意见。我校李凤麟、阮培华等老师分别对脊椎动物、介形虫、棘皮动物有关章节提出过修改意见。本教程初稿完成后，1989年12月经在京召开的地矿部古生物学课程教学指导委员会审查通过，编者根据这次审查意见，对初稿再进行修改，后送请主审杨守仁、李淑鸾、郝守刚老师分别审阅全书，并提出很好的修改意见。各章编者再作必要修改，最后由何心一统纂定稿。地矿部教材室王璞同志对本书修编及要求也提出过不少宝贵意见。在此对以上各位老师和同志表示衷心感谢！

由于编者水平有限，其中缺点和错误在所难免，希望读者批评指正。

编　者

1992年2月

目　录

第一篇　通　论

第一章　古生物学及其研究对象 …… 1
一、古生物学及其内容 …… 1
二、化石及其保存条件 …… 2
三、化石的保存类型 …… 3
四、化石化作用 …… 6
第二章　生物的系统与分类 …… 7
一、生物的分类单位 …… 7
二、分类的原则和方法 …… 7
三、古生物学的命名法则 …… 10
第三章　生物与环境 …… 12
一、概述 …… 12
二、海洋环境分区和海洋生物 …… 12
三、大陆环境分区 …… 13
四、环境因素对水生生物的影响 …… 14
五、海洋生物的生活方式 …… 16
六、生物群落及生物埋藏 …… 16
第四章　生物的演化 …… 19
一、生命的起源与有机体的发展 …… 19
二、物种形成 …… 20
三、生物进化的一些重要规律 …… 22
第五章　古生物学在地质学中的应用 …… 25
一、地层系统和地质年代的建立 …… 25
二、划分和对比地层 …… 25
三、在研究古地理、古气候方面的意义 …… 27
四、在地球物理学方面的应用 …… 27
五、在地球化学和矿产研究中的应用 …… 28

第二篇　各　论

第六章　原生动物门（Protozoa） …… 29
一、概述 …… 29
二、放射虫目（Radiolaria） …… 30
三、有孔虫目（Foraminiferida） …… 31

四、纺亚目（Fusulinina）……38
五、有孔虫的地史分布……45
六、有孔虫的生态……46
第七章　海绵动物门（Spongia）……49
一、一般特征……49
二、骨骼形态……50
三、分类……51
四、生态及地史分布……53
第八章　古杯动物门（Archaeocyatha）……55
一、一般特征……55
二、骨骼构造……56
三、分类……57
四、古生态及地史分布……58
第九章　腔肠动物门（Coelenterata）……61
一、概述……61
二、水螅纲（Hydrozoa）……62
三、原始水母纲（Protomedusae）……64
四、钵水母纲（Scyphozoa）……64
五、珊瑚纲（Anthozoa）……66
六、四射珊瑚亚纲（Tetracoralla）……67
七、异珊瑚目（Heterocorallia）……76
八、横板珊瑚亚纲（Tabulata）……77
九、六射珊瑚亚纲——石珊瑚目（Scleractinia）……81
十、珊瑚的生态……83
第十章　蠕虫动物（Vermes）……85
一、概述……85
二、蠕虫动物主要特征及其进化意义……85
三、蠕虫动物各主要门类特征及化石保存……86
四、环节动物门（Annelida）……87
第十一章　软体动物门（Mollusca）……89
一、一般特征及分纲……89
二、腹足纲（Gastropoda）……92
三、双壳纲（Bivalvia）……96
四、头足纲（Cephalopoda）……106
五、竹节石纲（Tentaculita）……119
六、软舌螺纲（Hyolitha）……120
第十二章　节肢动物门（Arthropoda）……123
一、概述……123
二、三叶虫纲（Trilobita）……124

三、肢口纲（Merostomata）与蛛形纲（Arachnida） …… 132
四、鳃足纲——介甲目（Conchostraca） …… 133
五、介形虫纲（Ostracoda） …… 135
六、昆虫纲（Insecta） …… 138
第十三章　苔藓动物门（Bryozoa） …… 141
一、概述 …… 141
二、苔藓动物的硬体构造 …… 142
三、分类及代表属例 …… 143
四、苔藓动物的生态及其地层意义 …… 145
第十四章　腕足动物门（Brachiopoda） …… 147
一、概述 …… 147
二、形态构造 …… 147
三、分类及化石代表 …… 153
四、生态 …… 161
五、地史分布 …… 163
第十五章　棘皮动物门（Echinodermata） …… 165
一、概述 …… 165
二、海胆亚门（Echinozoa） …… 166
三、海扁果亚门（Homalozoa） …… 168
四、海百合亚门（Crinozoa） …… 169
五、海星亚门（Asterozoa） …… 174
第十六章　半索动物门（Hemichordata）及笔石纲（Graptolithina） …… 175
一、概述 …… 175
二、笔石纲的基本构造及笔石枝的分枝 …… 176
三、笔石纲分类 …… 178
四、笔石类的地史分布和演化趋向 …… 179
五、笔石动物的生态 …… 182
第十七章　脊索动物门（Chordata） …… 184
一、概述及分类 …… 184
二、鱼形动物的一般特征及无颌纲（Agnatha） …… 186
三、盾皮纲（Placodermi）和棘鱼纲（Acanthodii） …… 188
四、软骨鱼纲（Chondrichthyes） …… 188
五、硬骨鱼纲（Osteichthyes） …… 189
六、鱼类的演化及陆生四足动物的起源问题 …… 190
七、两栖纲（Amphibia） …… 190
八、爬行纲（Reptilia） …… 192
九、鸟纲（Aves） …… 198
十、哺乳纲（Mammalia） …… 199
第十八章　古植物学（Paleobatany）附孢子、花粉简介 …… 206

一、概述 …… 206
二、低等植物（Lower Plants或Thallophyte）简介 …… 207
（一）低等植物的一般特征 …… 207
（二）蓝藻植物门（Cyanophyta）和叠层石（Stromatolites） …… 209
（三）硅藻植物门（Bacillariophyta） …… 209
（四）甲藻植物门（Pyrrophyta） …… 209
（五）金藻植物门（Chrysophyta）——颗石藻类（Coccolithophorides） …… 209
（六）轮藻植物门（Charophyta） …… 210
三、高等植物（Higher Plants）——维管植物（Tracheophyte）的形态和结构 …… 210
四、苔藓植物门（Bryophyta） …… 213
五、原蕨植物门（Protopteridophyta） …… 213
六、石松植物门（Lycophyta） …… 215
七、节蕨植物门（Arthrophyta）或楔叶植物门（Sphenophyta） …… 219
八、真蕨植物门（Pteridophyta） …… 223
九、前裸子植物门（Progymnospermophyta） …… 227
十、种子蕨植物门（Pteridospermophyta） …… 228
十一、苏铁植物门（Cycadophyta） …… 232
十二、银杏植物门（Ginkgophyta） …… 233
十三、松柏植物门（Coniferophyta） …… 235
十四、有花植物门（Anthophyta）或被子植物门（Angiospermae） …… 237
十五、植物界演化的主要阶段 …… 240
十六、孢子、花粉简介 …… 241
第十九章　分类位置未定的化石——牙形石（Conodonts） …… 242
一、概述 …… 242
二、牙形石类的形态构造及形态分类 …… 242
三、牙形石群集 …… 244
四、牙形石的生物分类位置 …… 245
五、牙形石类的地史分布及生态 …… 245
第二十章　遗迹化石（Ichnofossils） …… 247
一、遗迹化石的定义及研究范围 …… 247
二、遗迹化石的分类和命名 …… 247
三、遗迹化石举例 …… 249
四、研究遗迹化石的意义 …… 251
主要参考文献 …… 254

第一篇 通 论

第一章 古生物学及其研究对象

一、古生物学及其内容

古生物学（Palaeontology）是研究地质历史时期的生物界及其发展的科学。其研究范围包括各地史时期地层中保存的生物遗体和遗迹，以及一切与生物活动有关的地质记录。

古生物学和研究当代生物的今生物学（Neontology）相对应，前者可分为研究地史时期动物的古动物学（Palaeozoology）和研究地史时期植物的古植物学(Palaeobotany)。古动物学又分为古无脊椎动物学（Invertebrate Palaeozoology）和古脊椎动物学（Vertebrate Palaeozoology)。古生物学可以说是地史时期的生物学，并可视为广义生物学（Biology）的一个分支。

古生物学的基础研究工作包括化石的采集和发掘、处理和复原、鉴定和描述，在这些工作的基础上进行分类，进而研究各类生物的生活方式、进化规律等。依据研究手段和目的的不同，在古生物学中除上述分科外又划分了若干不同的学科。微体古生物学（Micropalaeontology）是本世纪由于探矿工业迅速发展而形成的一个新分支，其研究对象包括某些个体微小的古生物类别，如有孔虫、放射虫、几丁虫、介形虫、沟鞭藻和硅藻等，以及某些古生物类别的微小部分或微小器官，如牙形石、轮藻和孢子花粉等。由于它们形体微小，肉眼难以分辨，标本需经特殊方法处理，必须在显微镜下鉴定研究。近年来应用扫描电子显微镜，研究以微米计的微小化石，又形成一个新学科——超微古生物学（Ultramicropalaeontology)。孢子花粉由于其研究方法与其它微体古生物类别有所不同，并且在划分对比非海相地层和研究古气候、古地理和古植被等方面具有特殊意义，已发展成为微体古生物学的一个独立分支——孢子花粉学（Palynology)。古生态学（Palaeoecology）是研究古生物与古环境相互关系的学科，它研究地史时期生物的生活方式、生活条件、生活活动的遗迹、生物体及其器官的形态功能，以及其死后的埋藏等。古生物地理学(Palaeobiogeography）是研究地史时期动、植物群地理分布的学科。

其它还有许多边缘学科，如与地层学结合的生物地层学（Biostratigraphy)；与物理化学结合的分子古生物学（Molecular Palaeontology）和古生物化学（Palaeobiochemistry)；以及研究古生物的结构构造，并用以启发各技术领域的发明创造而形成的古仿生学（Palaeobionics）等，都是近几十年以来飞速发展的新学科。

二、化石及其保存条件

古生物学研究的对象是化石（fossils）。化石是指保存在岩层中地质历史时期的生物遗体和遗迹。化石必须具有生物特征，如形状、结构、纹饰和有机化学成分等；或者反映生物生活活动遗留下来的痕迹。地层中的矿质结核、硬锰矿的树枝状沉淀和规则叠层的叠锥等无机产物不能视为化石，这些无机结构称为假化石。再者，化石必须是保存在地史时期形成的岩层中，而埋藏在现代沉积物中的生物遗体，或人类有史以来的考古文物都不属化石。

地史时期的生物遗体和遗迹在被沉积埋藏后，经历了漫长的地质年代，随着沉积物的成岩过程，通过化石化作用（fossilization）而形成化石。化石的形成和保存取决于以下条件：

1．生物本身条件　具硬体的生物保存为化石的可能性较大，如无脊椎动物中的各种贝壳、脊椎动物的骨骼等，因硬体主要是由矿物质组成，较能持久抵御各种破坏作用。但硬体的矿物质成分不同，保存为化石的可能性也不同，如方解石、白云石、硅质化合物和甲氰磷酸钙等矿物组成的生物硬体有较大可能保存为化石，而霰石和含镁方解石等不稳定矿物，在转化为稳定矿物之前常易遭受破坏。其次，有机质硬体如角质层、木质和几丁质薄膜等，虽易遭破坏，但在成岩过程中可炭化而保存为化石，如植物叶子、笔石体壁等。然而，内脏、肌肉等软体最易腐烂，除特殊条件以外难于保存为化石。此外，生物个体的丰富程度与化石保存有一定关系，在其它条件相同的情况下，个体数量多的生物比个体稀少的易保存为化石。

2．生物死后的环境　生物死后尸体所处的物理化学环境对于能否保存为化石影响很大。在高能的水动力条件下，生物尸体因来回搬运而容易磨损；pH值小于7.8，碳酸钙组成的硬体易遭溶解；氧化条件下有机质因氧化而腐烂，在还原条件下有机质易保存下来。此外，还有被生活着的动物吞食、被细菌腐蚀等因素。

3．埋藏条件　生物死后因被不同的沉积物质所掩埋，保存为化石的可能性会有差别。如果生物尸体被化学沉积物、生物成因的沉积物所埋藏，除软体外，硬体就较少遭受破坏，如山东山旺中新世硅藻土中的玄武蛙、中新蛇等精美化石（图1—1）。但若被粗碎屑物质埋藏，由于机械作用（粗碎屑的滚动和磨擦），生物尸体往往受到破坏。在特殊条件下，松脂的包裹或冻土的掩埋，可以保存完好（包括软体）的化石，如琥珀中的昆虫（图1—1，3）、第四纪冻土中的猛犸象（图1—1，4）。

4．时间因素　生物死后必须迅速埋藏，才有可能保存为化石；并且必须经过长期埋藏，经历化石化作用后才能保存为化石。有时生物死后虽被迅速掩埋，但不久又因冲刷等自然营力的作用而暴露，也不能形成化石。另一方面，保存在时代老的岩层中的化石因变质作用易遭破坏，而新岩层中的化石能完好保存。

5．成岩作用的条件　沉积物在固结成岩过程中，一般来说，压实作用和结晶作用都会影响化石化作用和化石的保存。碎屑沉积物的压实作用较显著，所以在碎屑沉积岩中的化石很少能保持原始的立体形态；而化学沉积物在成岩中的重结晶作用，常使生物遗体的微细结构遭受破坏。只有压实作用较小且未经严重的重结晶作用的情况下，才能保存完好

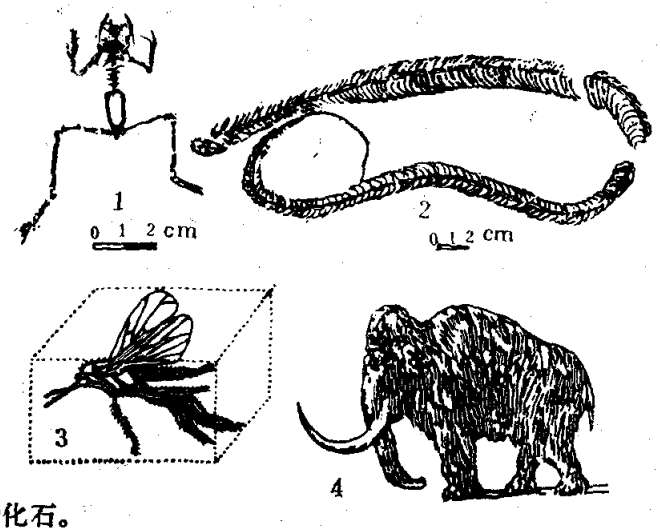


图 1—1 保存完整的遗体化石
1—山东省山旺中新世硅藻土中的玄武蛙；2—同一层位的中新蛇；3—琥珀中的昆虫（放大）；4—冻土中的猛犸象（缩小）
（1、2据山旺古生物博物馆，3、4图沿用）

的化石。

化石保存需要上述种种严格的条件，因此各时代地层中所保存的化石，只能代表地质历史中生存过的全体生物的一小部分。全由软体组成的生物，很少保存为化石；虽有硬体但未及时埋藏的生物，或者虽及时埋藏但后来又经暴露或高温高压的破坏，也很难保存为化石。已编目的现代生物种估计总数约为1,200,000(据 Nicol, 1977) 或 1,500,000 (据 Grant, 1963；他认为如果把世界上现代生物全部编目的话，可能高达4,500,000种)。而已有记载的化石种估计总数为130,000 (据 Easton, 1960、Raup and Stanley, 1971) 或近250,000 (Raup and Stanley, 1978)。如果我们注意到地质历史已经历了几十亿年，其生存过的生物物种应远比现代生物多；但相反，有记录的化石种只及已编目的现代种的十分之一左右。上述事实一方面说明还有大量未知的化石种有待发现；另一方面说明化石记录的不完备性。近年来应用现代科学技术研究化石取得了长足的进展，如用电子显微镜对古细菌等超微化石 (nannofossils) 的研究，用红外摄像作恢复软体构造的研究等，在弥补化石记录不完备性方面作出了贡献。化石记录不完备是古生物学中的基本事实，所以在研究古生物界的面貌及其发展规律时，必须考虑这个事实，避免做出片面的结论；同时，化石是珍品，要爱护来之不易的化石记录，使之充分发挥其应有的作用。

三、化石的保存类型

按化石保存特点不同，大致可分为实体化石 (body fossils)、模铸化石 (mold and cast fossils)、遗迹化石 (trace fossils 或 ichnofossils) 和化学化石 (chemical fossils) 四类：

（一）实体化石

指古生物遗体本身几乎全部或部分（特别是硬体）保存下来的化石。在特别适宜的情况下，其硬体与软体可以比较完整地保存而无显著的变化。例如，1901年在西伯利亚第四系冻土层里发现的猛犸象（25,000年以前生活在那个地区）化石（图1—1,4），不仅其骨骼完整，皮、毛、血、肉，甚至胃中食物也都保存下来。我国抚顺煤田下第三系抚顺群（始新世至渐新世）中，尤其在主煤层中含大量琥珀（即化石松香），其中常保存完美的昆虫

（蚊、蜂、蜘蛛等）（图1—1，3）。当然上述那种未经显著变化或只轻微变化的遗体化石为数不多。绝大多数化石仅保存硬体部分，并经历了不同程度的化石化作用。

（二）模铸化石

生物遗体在岩层中留下的印模和铸型物等总称为模铸化石。据其与围岩的关系，可分为四种类型：

1．印痕化石（impression fossil）　生物尸体陷落在细碎屑的或化学的沉积物中，留下生物体（主要指软体）的印痕。经腐蚀作用及成岩作用后，生物尸体完全消失，但印痕仍然保存，而且这种印痕常常可反映该生物的主要特征，如水母、蠕虫、植物叶子等的印痕。

2．印模化石　包括外模（external mold）和内模（internal mold）两种。外模是生物硬体（如贝壳）的外表印在围岩上的模，它反映原来生物硬体外表形态及结构；内模指壳体的内面特征留下的模，反映硬体内部构造。外模和内模所表现的纹饰和构造凹凸情况与原物正好相反（图1—2）。已形成的内模和外模，在硬体被溶解后经压实作用使内模和外模重叠在一起，称为复合模（composite mold）（图1—3）。

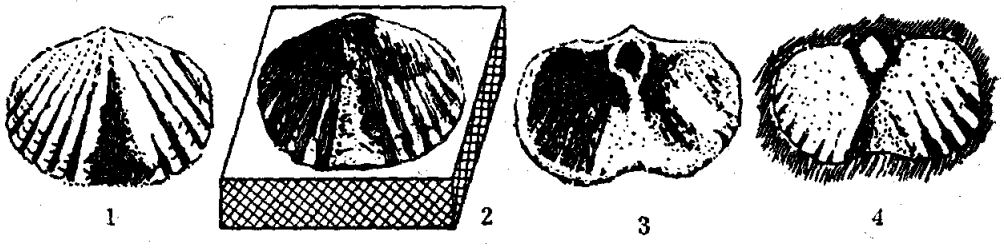


图 1—2　腕足类的腹壳及其外模和内模

1—腹壳外壳；2—外模；3—腹壳内面；4—内模

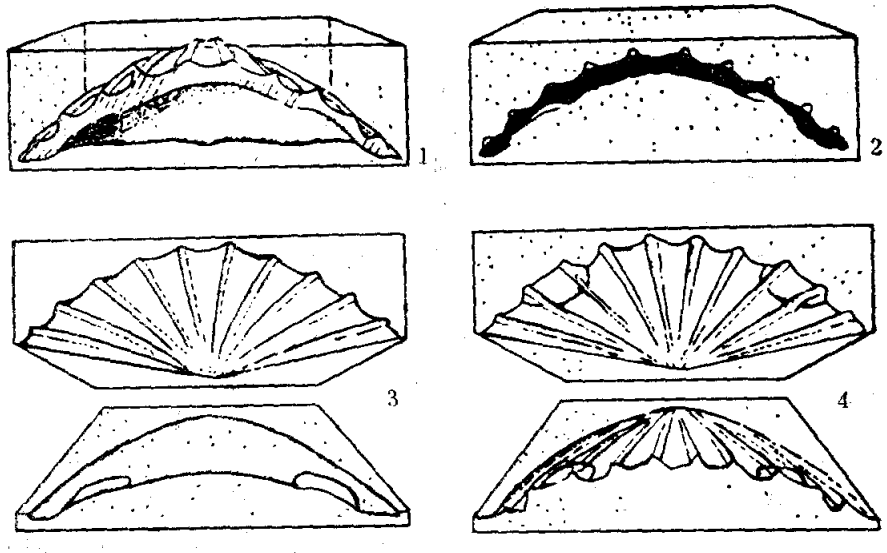


图 1—3　复合模的形成过程

（据McAlester，1962，修改）

1—双壳类壳体的埋藏；2—壳体溶解；3—留下外模和内模；4—因压实作用形成复合模，既有外模的特征（放射脊），又有内模的特征（肌痕）

3．模核化石　包括外核（external core）和内核（internal core 或 steinkern）两种。贝壳和骨骼的内部空腔中充填的沉积物固结后，形成与原空腔形态大小类似的实体，称为内核（图1—4）。它的表面就是内模，所反映的内部特征的起伏与原物相反。如果埋藏后的硬体被溶解，在沉积物中留下一个空间，此空间经充填而形成与原硬体同形等大的实体，称外核。外核的表面特征和原物外表相同，是由外模反印到外核的结果；但内部是实心的，不反映硬体内部结构（图1—4，6）。

4．铸型化石　当贝壳埋在沉积物中，已经形成外模及内核后，壳质全部溶解，而又被另一种矿质填入，像工艺铸成品一样，使填入物保存贝壳的原形及大小，这就是铸型化石。它的表面与原来贝壳的外饰一样，它们内部还包有一个内核，但壳本身的微细构造没有保存（图1—4）。铸型反映的内部和外部特征与原物一致。

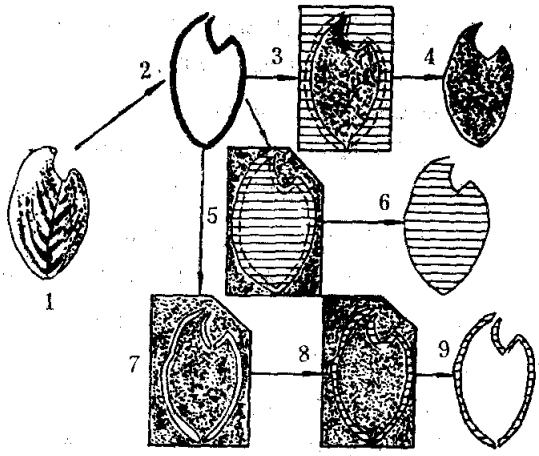


图 1—4　内核、外核及铸型的形成过程

1—腕足类贝体；2—贝体切面；3—贝体埋藏后，壳内被充填；4—内核；5—贝体埋藏后，壳体被溶解，留下的空隙被充填；6—外核；7—贝体埋藏并且壳内被充填，然后壳体被溶蚀；8—壳体空隙被充填或者在溶蚀同时被置换；9—铸型

（三）遗迹化石

保留在岩层中的生物生活活动的痕迹和遗物称为遗迹化石。遗迹化石对于研究生物活动方式和习性，以及恢复古环境有重要意义。

遗迹化石中脊椎动物的足迹是最吸引人的。从足迹的大小、深浅和排列情况，可以推测该动物身体轻重、行走状态（慢步、疾驰或跳跃）。足迹上有爪印或蹄印，可推知该动物食肉或食草。我国曾发现不少足迹化石，如陕西神木东山崖侏罗系的禽龙足迹（图1—5，1），是最大的足迹化石之一。

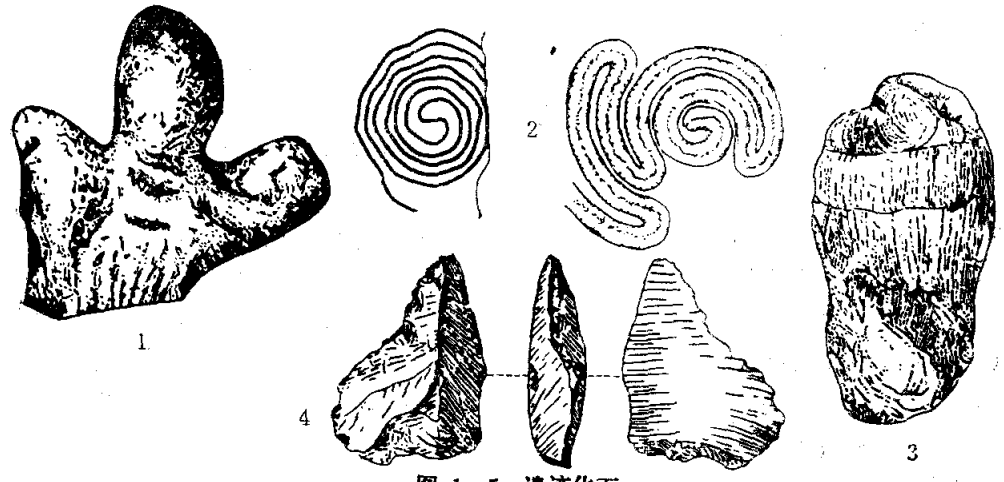


图 1—5　遗迹化石

（据杨遵仪等，1957）

1—禽龙足印（×1/8）；2—蠕虫觅食迹（右图是左图的放大）；3—鱼粪化石（产于贵州桐梓，白垩系，约×8/10）；4—北京周口店山顶洞人的石器

无脊椎动物中蠕形动物的爬迹、节肢动物的爬痕，舌形贝和蠕虫类的潜穴，以及一些生物的觅食迹等（图1—5,2）都是常见的遗迹化石，详见第二十章。

遗迹化石，还包括动物的排泄物或卵（蛋化石）。各种动物的粪团、粪粒均可形成粪化石。鱼粪化石（属于粪团中的一种）比较常见，如贵州桐梓青杠坪白垩系中找到的鱼类化石（图1—5,3）。鉴定粪化石可以根据形态、大小、物质成分进行，如螺旋状的粪化石就可能是具有螺旋瓣肠道的鱼类排泄物。爬行类和鸟类的蛋化石也较常见。我国白垩纪地层中的恐龙蛋化石是世界闻名的，在山东莱阳地区以及广东南雄均发现成窝垒叠起来的恐龙蛋化石。我国黄土高原第四纪的土质地层里也常发现完整的鸵鸟蛋化石。

自从人类出现以后，古代人类的劳动工具、文化遗迹等也属于化石，但须指出这是指旧石器时代的遗物。例如，北京山顶洞人使用过的石器（图1—5,4）和骨器等。而新石器时代的遗物，一般属于文物考古的范畴。

（四）化学化石

地质时期生物遗体有的虽遭破坏未能保存，但分解后的有机成分，如脂肪酸、氨基酸等仍可残留在岩层中。这些物质视之无形，但具有一定的有机化学分子结构，足以证实过去生物的存在，故称为化学化石或称分子化石（molecular fossils）。随着近代化学分析技术的进步，残留在岩层中的有机质可以被分离出来，用于进行鉴定研究，因此产生了一门新学科——古生物化学。近二十年来人们已从岩层中分离出多糖、脂肪酸、核苷酸、嘌呤、烃类和各种氨基酸等。如从三亿多年前的鱼类和双壳类化石，一亿多年前的恐龙化石中分析出七种氨基酸；从十亿年前的前寒武纪地层里分析出烃类、氨基酸等。化学化石的研究对探索生命起源，阐明生物发展历史，以及对有机矿产（石油、煤等）的探查都有重要意义。

四、化石化作用

化石化作用是指埋藏在沉积物中的生物体在成岩作用中经过物理化学作用的改造而成为化石的过程，一般包括以下几种作用：

1．矿质填充作用　生物硬体结构中或结构间一般都有空隙。矿质填充可以发生在硬体结构中，如贝壳微孔，脊椎动物骨骼在髓质消失后留下的空间；也可发生在硬体结构间，如有孔虫壳的房室、珊瑚隔壁间、海绵沟系等。矿物质沉淀到这些空隙中，使硬体变得致密和坚实。

2．置换作用　在埋藏情况下，原来生物体的组成物质逐渐被溶解，而由外来矿物质逐渐补充的过程称为置换作用（replacement）。在这个过程中，如果溶解和补充的速度相等，而以分子相交换，即可保存原来生物体的微细结构。例如，华北二叠系中的硅化木，其原来的木质纤维均被硅质置换，而微细结构如年轮及细胞轮廓都清晰可见。若置换速度小于溶解速度，生物体的微细构造会遭破坏，仅保留外部形态。常见的置换作用有硅化、钙化、白云石化和黄铁矿化等。

3．碳化作用　埋藏后生物遗体组分中不稳定的成分经分解和升溜作用而挥发消失，仅留下碳质薄膜而保存为化石的过程称碳化作用（carbonization）。例如以几丁质成分（$C_{15}H_{26}N_2O_{10}$）为主的笔石和植物叶子，经升溜作用，H、N、O挥发逸去，留下碳质的化石。

第二章　生物的系统与分类

一、生物的分类单位

世界上存在着形形色色、千差万别的生物，为了便于系统研究，必须进行科学分类。与生物学相同，古生物学中目前多数沿用两个界(kingdom)的划分，即动物界和植物界；界以下依次为门（phylum）、纲（class）、目（order）、科（family）、属（genus）、种（species）。除这些主要分类单位外，还可插入各种辅助单位，如各主要单位的再分可分成亚门、亚纲、亚目、亚科、亚属、亚种，或合并成超门、超纲、超目和超科。

种（物种）是生物学和古生物学的基本分类单元，它不是人为规定的单位，而是生物进化过程中客观存在的实体。生物学上的物种是由杂交可繁殖后代的一系列自然居群（population）组成，它们与其它类似机体在生殖上是隔离的；同一物种有共同起源，共同形态特征、分布于同一地理区和适应于一定的生态环境。化石物种的概念与生物学的相同，但由于对化石不能判断是否存在生殖隔离，故更着重以下特征：（1）共同的形态特征；（2）构成一定的居群；（3）居群具有一定的生态特征；（4）分布于一定地理范围。根据以上特征判明的化石种，与生物种一样都是自然的基本分类单位。有些种下可分亚种（subspecies），不同居群因地理隔离在性状上出现分异，而形成地理亚种。除地理亚种外，古生物学中还有年代亚种，它指在不同时代同一种内显示不同形态特征的不同居群。

属是种的综合，包括若干同源的和形态、构造、生理特征近似的种（有的属仅有一种）。一般认为属也同样应是客观的自然单元，代表生物进化的一定阶段。属以上的分类，由于分类原则不一，往往各家不同，含有人为成分。

二、分类的原则和方法

古生物学和生物学都追求系统分类能符合自然的客观性，即同一分类单位内的成员应是：（1）同源的，即有共同的祖先；（2）有亲缘关系；（3）性状分异程度较小。把这些原则作为分类基础的称为系统学(Systematics)。目前流行的分类方法和系统学有以下三种：

1．表型分类法（Phenetics）　是以所研究的生物的总体相似性进行分类。首先要把生物特征数字化；其次计算相关系数或距离系数；最后聚类。所以这种方法又称为数值分类法。它的优点是能较好地反映生物间性状分异的程度，缺点是没有考虑生物间的演化关系。

2．分支系统学（Cladistics）　这个学派认为每群生物必有一个姐妹群，演化的基本过程是一分为二，在任何一个分叉点都是由一个祖先分出两个后裔或姐妹群。这样由一个祖种分出的所有后裔构成一个分支（clade），由这样的分支作为分类基础是分支系统学的特点。其优点是能反映生物演化过程；缺点是没有考虑性状分异的程度。

3. 进化系统学（Evolutionary systematics） 以生物间的亲缘关系和进化序列作为分类根据。因这种方法缺乏有效的手段，近来出现综合进化系统学。综合应用表型法和分支法，追索生物进化中的分支和各分支分异的程度。Ashlock, P. D.（1987）以三叶虫的几个假想的类别（图2—1）通俗地解释上述方法：（1）表型分类法的第一步是把化石特征数字化（表2—1），然后作成数字矩阵（表 2—2），并计算距离系数（表 2—3），最后作成

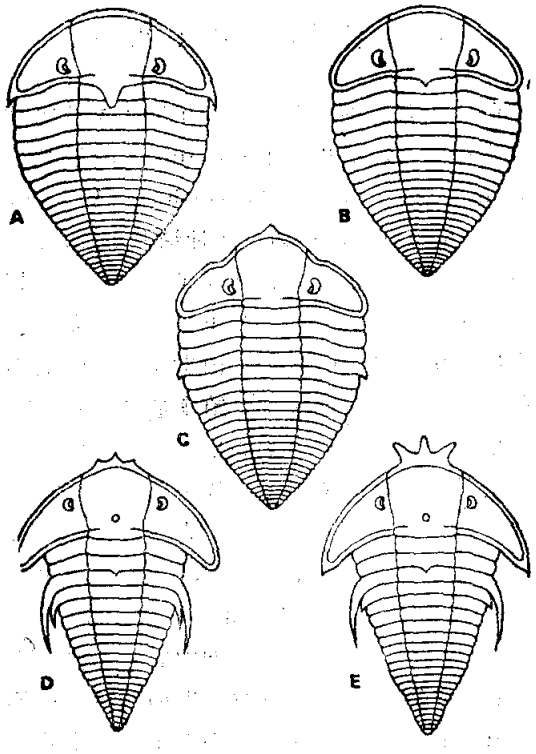


图 2—1 五个设想的三叶虫类别
（据 Ashlock，1987）

表 2—1 设想的三叶虫特征表

代码	数字	特征	代码	数字	特征
(1)	0	=圆滑的面颊边缘		3	=头前部具三刺
	1	=有凹缺的面颊边缘	(7)	0	=颈节无刺
(2)	0	=圆形颊角		1	=颈节具短刺
	1	=刺状颊角		2	=颈节具长刺
(3)	0	=面颊宽等于头鞍宽	(8)	0	=第二胸节无中刺
	1	=面颊宽于头鞍		1	=第二胸节具中刺
(4)	0	=眼叶近面颊后缘	(9)	0	=第三胸节无侧刺
	1	=眼叶近面颊前缘		1	=第三胸节具长侧刺
(5)	0	=头鞍上无中瘤	(10)	0	=第四胸节无侧刺
	1	=头鞍上具中瘤		1	=第四胸节具短侧刺
(6)	0	=头前部无刺		2	=第四胸节具长侧刺
	1	=头前部具一刺	(11)	0	=胸侧叶宽于中叶
	2	=头前部具二刺		1	=胸侧叶等于中叶

表 2—2 数 字 矩 阵

特征代码	化石种 A	B	C	D	E
(1)	0	0	1	0	0
(2)	1	0	0	0	1
(3)	0	0	0	1	1
(4)	0	0	0	1	1
(5)	0	0	0	1	1
(6)	0	0	1	2	3
(7)	2	1	0	0	0
(8)	0	0	0	1	1
(9)	0	0	0	1	1
(10)	0	0	1	2	1
(11)	0	0	0	1	1

表 2—3 距 离 系 数 矩 阵

	A	B	C	D	E
A					
B	2				
C	6	4			
D	13	11	9		
E	12	12	10	3	

表型图（图 2—2,1），作为分类依据；（2）分支系统学根据各类之间的近裔共征和各类自身独有的特征追溯类别之间的亲缘关系作成分支图（图2—2，2），以相近的姐妹群作为分类根据；（3）进化系统学除考虑各类之间的亲缘关系外，还主张以进化的等级作为分类依据，进化等级以特征的差异程度作为衡量标准，如分支系统学可能把C、D、E看作一类，但进化系统学认为C和D、E之间特征差异很大，相反与A、B特征差异较小，故A、B

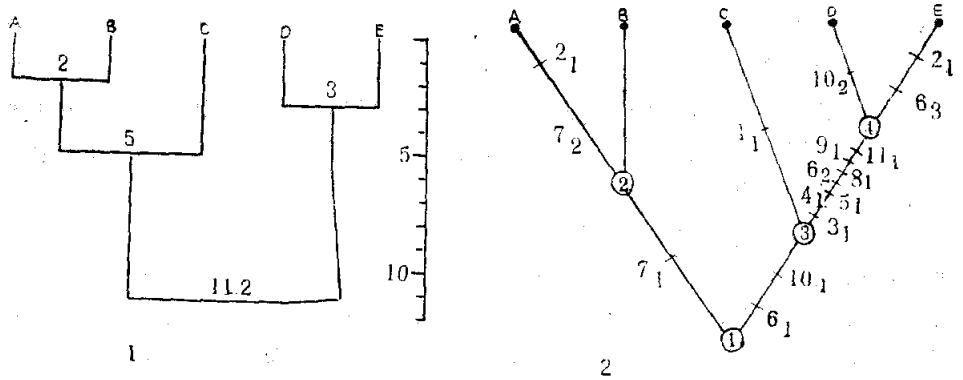


图 2—2 表型图及分支图

（据 Ashlock，1987）

1—以距离系数表示五个设想的三叶虫类别的相似程度，作成表型图；2—按近裔共征确定五个设想的三叶虫类别的亲缘关系，作成分支图，图上的数字是各类的独有特征（数字代表的特征见表 2—1），近裔共征没有 标出

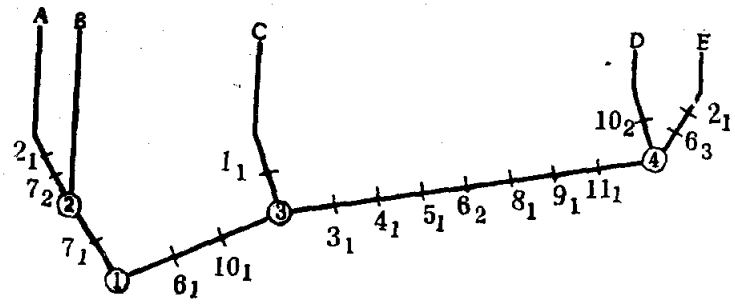


图 2—3 系谱图

(据 Ashlock，1987)

按五个设想的三叶虫类别之间的亲缘关系和特征差异量，划分为 ABC 和 DE 两类

和C可能归为一类（图 2—3）。

三、古生物学的命名法则

古生物学中的各级分类单位和生物学一样都要有学名。学名根据国际动物或植物命名法规和有关文件而定。生物各级分类单位均采用拉丁文或拉丁化文字。属（和亚属）以上单位的命名都用一个字表示，即用单名法；种名则用两个字表示，称为“二名法”（“双名法”）。这是林奈在1758年首创的。一个完整的种名是该种所从属的属名加上种本名。种名后要注明命名者姓氏。例如*Fusulinella bocki* Moeller（薄克氏小纺锤蜒）是蜒一个种的学名，前一字是属名，其首字必须大写；后一字是种本名，首字母小写，最后是定种人的姓，首字母要大写。亚种学名则用三名法，即由亚种本名和所从属的种学名结合构成。亚种本名置于种名之后，例如：*Fusulina quasicylindrica compacta* Sheng（似筒形纺锤蜒，紧卷亚种）。

属种学名的含义，可代表生物突出特征，如*Fusulina cylindrica*（筒形纺锤蜒）；也可由人名变化而来，用以纪念知名学者或发现该种、属的人，如*Yatsengia*（亚曾珊瑚）为纪念我国著名古生物学家赵亚曾；或从地名变化，以纪念发现地点，如*Pseudocardinia gansuensis*（甘肃假铰蚌）。科名、目名往往采用典型属名的词干，加一固定词尾而成。科和亚科的词尾在动物名称中分别用-idae、-inae；植物则分别用-aceae、-oidae。例如来自属名*Fusulina*的科和亚科，分别写成Fusulinidae（纺锤蜒科）和Fusulininae（纺锤蜒亚科）。“目”的词尾在动物名称中一般用-ida，如Fusulinida（纺锤蜒目）。属种学名在印刷时用斜体字，书写时在其下方画横线。

在命名法则方面应遵循“优先律”的原则。一个生物分类单位的有效名称，应符合国际动（植）物命名法则的规定，以最早正式刊出名称为准。此后再有同一化石的命名，应作为同义名而废弃。例如，腕足动物弓石燕属*Cyrtospirifer* Nalivkin是1918年最早命名的，后来Grabau（葛利普）在1931年又命名为*Sinospirifer*，后者应废弃。

此外，在古生物名称中常用一些拉丁语缩写词，现择其常见者简介如下：

cf. 为conformis（相符、比较）的缩写。标本经鉴定可能为一已知种，但由于特征尚不充分，不能确切肯定为该种，则在种本名前加上cf.，例如*Halobia* cf. *austriaca*（奥地

利海燕蛤比较种)。

aff. 为affinis（亲近）的缩写。所鉴定的标本同最接近的已知种之间，在特征上尚有区别，但由于材料不足等缘故，还不足以建立新种，则在最接近的那个种的种本名前加aff.，例如 *Ferganoconcha* aff. *estheriaeformis*（叶肢介形费尔干蚌亲近种)。

sp. 为species（种）的缩写。标本经鉴定后不能归入任何已知种，但又无条件建立新种，则在属名之后加sp.，例如*Redlichia* sp.（莱得利基虫未定种)。

sp. indet.，为species indeterminata（不能鉴定的种）之意。标本很差，不能鉴定到种，则在属名后加 sp. indet.。如果属亦不能鉴定，则可在较高分类单位的名称后加gen. *et* sp. indet.

sp. nov. 和gen. nov. 分别为species nova（新种）和 genus novum（新属）之意，加在新命名的种名或属名之后。如果属、种都是新的，则在属种名之后加 gen. *et* sp. nov.。

第三章　生物与环境

一、概　　述

地球表面可分大气圈、水圈和岩石圈三大部分。整个水圈、岩石圈的上部及大气圈的下部均有生物生活，人们把地球上有生命存在的这一部分称为生物圈（biosphere）。水圈是生命发生最早的生活环境，而海洋乃是原始生命的摇篮。生物的发展先从海洋开始，以后逐渐向陆地和空中扩展。

生物与其生活环境密切相关，组成统一体，并相互作用，相互制约。任何生物都不能脱离其生活环境孤立地存在，每种生物也只能适应一定的生活环境，例如鱼类不能离开水而生活，陆生植物的生长需要一定的土壤、水分和阳光。生活环境是指生物周围的一切因素，包括生物因素和非生物因素。生物因素是指生活在一起的各类生物之间的关系（共生、寄生等），而最重要的是食料关系，这涉及生物生存斗争、适者生存。非生物因素包括物理的和化学的，主要有温度、深度、光线、水分、气体（氧、二氧化碳含量等）、含盐度等。专门研究生物与环境因素关系的学科称为生态学（Ecology）。研究化石生物与古环境因素关系的学科称古生态学（Palaeoecology）。对于学习古生物学及相关学科来说，尤其要很好了解各门类生物的软体与硬体构造关系及其形态功能、生活习性和埋藏保存特点；而要了解各地史时期的生物演变发展也需要有一定的生态学和古生态学知识；对于沉积环境的分析，往往需要古生态学的帮助。

生物的生活环境可分为水生和陆生两种，水生生物生活环境主要是广泛分布的海洋，其次是大陆内部的湖泊和河流。海洋生物种类繁多，在各个地史时期的海相地层中均可保存丰富的化石。下面着重介绍海洋环境分区及其生物分布。

二、海洋环境分区和海洋生物

海洋中生物的生活环境总的可分为两区：（1）水底区（底栖生物生活区）；（2）水层区（浮游生物区），包括所有的水层。现将海洋分区分述如下（参阅图3—1）：

1．水底区　包括所有的海底以及高潮时海浪所及的全部地域。水底区可据水深200m作为划分浅海带与半深海带的分界线，同时也是海洋中透光带和无光带的界限。浅海带又可分为滨海带与亚滨海带。滨海带位于海岸附近的低潮线和高潮线之间，故又称潮间带。该地区地形较复杂，邻近大陆，可以有海湾、泻湖、三角洲等。由于滨海带地处高能环境，海浪冲击强烈，物理和化学条件因素极不稳定，生物较稀少，主要是具有坚固厚壳的生物或能牢固附在岩石上生活以及营钻孔、潜穴生活的生物，如某些软体动物双壳类等。亚滨海带也称潮下带，从最低潮的界线向下到陆棚与大陆斜坡的交界处。此带海底地形比较平缓，在水深60m至靠近滨海带范围，一般称为内亚滨海带。其中动、植物种类繁多。水深

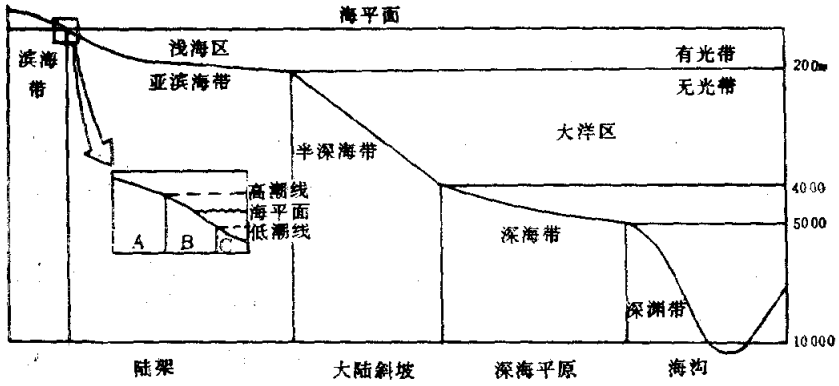


图 3—1 现代海洋环境模式图

（据Loporte，1968；转引自张永辂等，1988）

A—潮上带（上滨海带）；B—潮间带（滨海带）；C—潮下带（亚滨海带）

60至200m区域称外亚滨海带。此带由于光线较弱，植物稀少，动物种类也随之减少。

半深海带位于大陆斜坡处，深度自200至1000m（有时至4000m），海水平静，温度、含盐度较稳定，这一带因无光线，植物不能生长，动物种类稀少。

深海带为大陆斜坡以下的大洋底部。海底平坦，或有深海沟及海底山脊。水温低(2—10℃)，压力大，盐度高，食料贫乏，生物更加稀少。深海带沉积物比较特殊，多由浮游生物如放射虫或抱球虫壳体组成的软泥。在深海带以下水深超过5000m地带，称为深渊带。

2．水层区　在水平方向上，水层区可分为浅海区与大洋区。浅海区即浅海带之上的海水部分，大洋区即水底区半深海带至深海带之上的海水部分。大洋区的生物全为浮游生物或游泳生物。

三、大陆环境分区

在大陆区，纬度、温度和湿度以及水体性质对环境分区是重要的。通常可划分为陆地环境、河流环境、沼泽环境和湖泊环境。现简述如下：

1．陆地环境　包括山岭、丘陵、平原、内陆盆地等，主要都是受剥蚀的地区。陆地上的沉积主要有冰川及冰水沉积、风成沉积（如黄土堆积）、火山灰及类似的沉积物、洞穴沉积及裂隙充填物。陆地环境沉积物或堆积物中常见的化石有植物、孢子、花粉、哺乳动物骨骼、腹足动物等。

2．河流环境　包括各个水系的主干及支流河床、河岸及河口三角洲等。在山麓附近水流沉积以及河道形成的河床和沙滩沉积中均可产化石，尤其河床沉积常有硅藻、轮藻、孢粉、介形虫和软体动物以及鱼类和哺乳动物化石等。

3．沼泽环境　沼泽是指陆地上的低洼潮湿地段。沼泽中植物丛生，具有泥炭堆积。其环境特点是地势平坦，气候温暖潮湿，水体几乎停滞，植物生长极为茂盛。沼泽沉积一般以黑色泥岩为主，砂岩、粉砂岩很少，夹煤层，其中含有大量的植物化石。

4．湖泊环境　包括含盐度不同的咸化湖泊、淡水湖泊。湖相沉积含有各类生物化石，包括植物孢粉、种子、钙藻、昆虫、鱼类、陆相介形虫、叶肢介及脊椎动物化石等。

四、环境因素对水生生物的影响

水生生物，包括浮游低等藻类及各种底栖、浮游动物。它们的生存、繁殖、分布均与光线、温度、深度、含盐度和底质（substrate）以及其他生物因素密切相关。下面将一些重要的因素概述如下：

1．温度　决定水域中生物繁殖和分布的最重要因素之一。温度主要来自阳光的照射，但随着纬度不同而变化。海水中仅在250—300m以上的水层中才有季节性温度变化，其下水层温度终年无大变化。有的地区，由于有暖洋流经过，或因海底火山喷发或熔岩作用影响，可使局部增温，适于某些生物繁殖。根据温度在表层中的分布情况，世界海洋和大陆一般分为五个温度区：热带区（赤道南北纬度23.5°之间）、两个极区（南极、北极）和两个温带区（南温带、北温带）。但各个温度区并不完全以纬度线来划分，实际界线随大陆轮廓、海底地形及寒流和暖流分布的不同而有所变化。各温度区均有一些特有生物，热带生物最为繁盛，两极地区生物稀少。一般说来，温度控制着生物的分异度和分区。分异度是指在一定环境中生物种类的多少。在海洋环境中的不同区域，生物分布不一，如在亚滨海带一定的水温（20—25℃）和硬质底质环境，可发育生物礁（organic reef），它是各种底栖固着生物骨骼原地增生建造起来的，有抗浪能力，组成礁体的岩层不具明显层理，而呈块状，往往突出于周围的岩层面。现代热带地区的造礁生物主要是六射珊瑚，而各地史时期可以是藻类、层孔虫、海绵、珊瑚、双壳类等。典型的生物礁，可分为礁核、礁前和礁后（图3—2）。礁核主要由造礁生物骨骼构成抗浪骨架。礁前，即生物礁向风一侧，遭受海浪冲击，形成大量生物碎屑堆积物；礁后，即背风一侧，受礁体阻挡，造成闭塞的泻湖，形成特殊的礁后相。

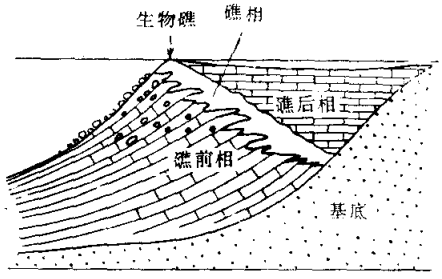


图 3—2　生物礁剖面图解
（转引自张永辂等编《古生物学》，1988）

2．深度　海洋中深度变化影响到一系列其它因素，深度同压力成正比，同光线透射度成反比，海水深度控制着各类生物的垂直分布。如藻类分布下限是水深200m，而在15—50m左右最为丰富，这与透光带光强有关。浅海近岸处生长蓝绿藻，其下20—30m以褐藻最多，红藻生长在水深30—200m。

3．光线　前已述及，与光照条件密切相关的是水底植物及浮游植物的垂直分布。据此可将海水中光照强度分为三个带：（1）强光带——自海面至水深80m左右，本带内光线充足，植物能进行光合作用，因此浮游植物及浮游动物均很丰富；（2）弱光带——自80m以下至200m左右，此带内浮游植物已大量减少（但红藻和硅藻较发育）；（3）无光带——200m以下，此带为黑暗区，植物绝迹，动物也较稀少而特殊。因此地层中海生藻类化石的存在是浅海沉积环境的重要标志。

4．盐度　海水具有极大的溶解能力，能溶解各种无机盐和有机化合物。正常海水的含盐度为35‰，干旱地区海水含盐度高于此数，例如红海北部可高达40‰。由于淡水的大量

注入，有的地区海水含盐度可降到16‰，例如黑海。正常海水中生物极其多种多样，但当海水含盐度升高或降低时，便出现海水的咸化或淡化，这都会引起海生生物类群数量上的变更，常表现为生物种类贫乏，但能适应环境的某些种类，其个体数量反而大量增加。有些窄盐性生物只能适应正常海水盐分，如珊瑚、具铰纲腕足动物、头足动物、棘皮动物等。根据地层中伴生生物及古代海洋沉积环境分析判断，已绝灭的鏈、古杯类、层孔虫、三叶虫等应当是适应正常海的生物。广盐性生物是指能适应盐度变化较宽的生物，如双壳类、腹足类、海绵动物、苔藓动物等。各种无脊椎动物和藻类植物与海水含盐量的关系如图3—3所示。

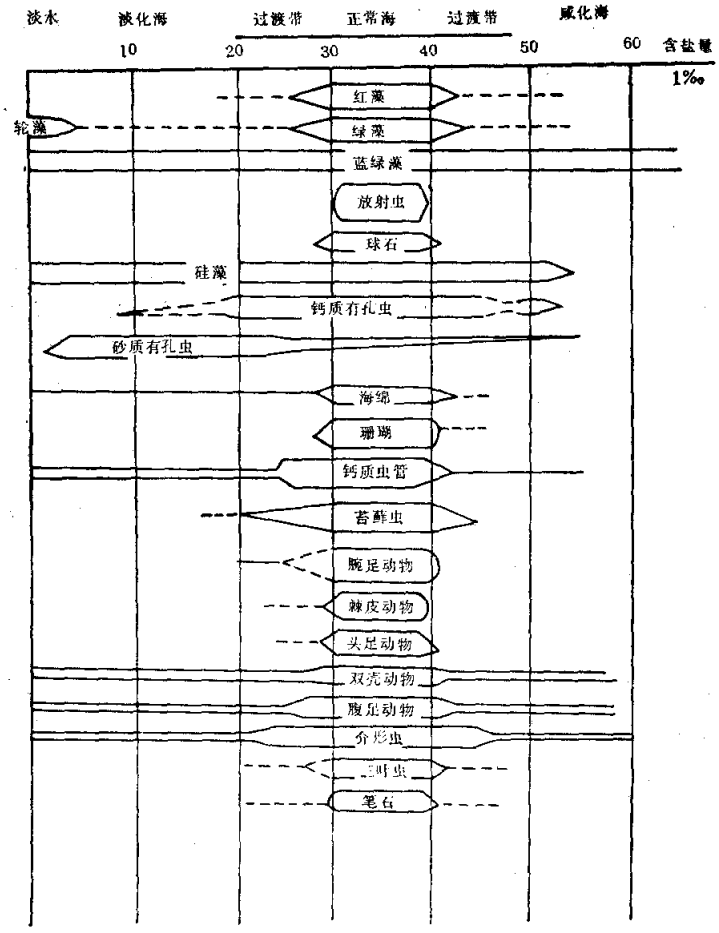


图 3—3　主要无脊椎动物和藻类化石分布与盐分的关系
（据 P·H·赫克尔，1972，简化）

5．底质　水中底栖生物栖居所依附的环境物质称为底质。底质一般分为硬质和软质。硬质底质如岩石、各种贝壳或其它坚硬的物体；软质底质为含有各种砂砾、细砂和淤泥的各种沉积物或土壤。底质性质对水生生物（表生和内生）的生长发育和分布均有重要影响。对浅海区而言，不同的底质有不同的动、植物群，如沿岸岩石及贝壳上附着许多海藻和无脊椎动物，在潮间带岩石上还有钻孔生物；砂质底质以掘穴动物为主；泥质底质常有丰富的软体动物和节肢动物门的甲壳动物。

6．气体　海水中溶解了各种气体，主要有氧、氮、二氧化碳，此外，还有硫化氢、甲烷、氨等。后三种气体对大多数生物都是有害的。在滞流的深水中或闭塞的海湾，由于死亡生物大量集聚，在腐烂过程中产生大量的硫化氢等有害气体，对底栖生物生长极为不利，往往导致大量死亡。现代海洋中缺氧海区的典型例子是黑海，在地史时期的海相沉积中，也出现过缺氧的还原环境，如华南志留纪早期形成的黑色笔石页岩。

7．生物因素　主要表现在各类生物对获取食料上的相互关系。这些关系包括获得食物的机制、捕食与被食者的关系、共生关系等。关于生物的共生关系，有人将相互有利称为共生（mutualism）；单对一方有利称为共栖（commensalism）；对一方有利，而对另一方有害则称为寄生。同一岩层中的各种化石，在未弄清它们之间生活期间的相互联系之前，不宜使用共生一词，可统称为伴生生物。

五、海洋生物的生活方式

海洋或大陆水域中生物的生活方式可分为三类（图 3—4）：

1．浮游生物　没有真正的游泳器官，常随波逐流，被动地漂在水中。浮游生物的身体一般呈辐射对称，个体往往微小，骨骼不发育或质轻。浮游生物可分浮游植物与浮游动物两类。前者包括硅藻、硅鞭毛藻、颗石藻等；后者包括原生动物抱球虫类、放射虫类，各种无脊椎动物如海绵动物、腔肠动物、环节动物、节肢动物、软体动物等的幼虫发育阶段，大型的水母（属腔肠动物），以及已绝灭的漂浮笔石类。此外，还有假漂浮生物，附着在其它漂浮物体上被动漂浮。

2．游泳生物　具有游泳器官，能主动游泳，该类动物身体多呈流线形，两侧对称，运动、捕食和感觉器官均较发达，如无脊椎动物中的头足类（包括鹦鹉螺、菊石、乌贼等）和脊椎动物中的鱼类、鲸类等。

3．底栖生物　可分为表生生物和内生生物。前者居住在海底表面生活，后者居住在海底沉积物内部，营掘穴（burrowing）或钻孔（boring）生活。表生动物又可固着底栖和游移底栖（在水底自由移动或爬行）。也有不少门类如珊瑚、腕足类的幼虫阶段为浮游生活，当幼虫固着以后，变为底栖固着生活。

六、生物群落及生物埋藏

对生态学某些基本概念如生态系（ecosystem）、群落（community）、原地埋藏、异地埋藏等等在此需要了解。一般认为生态系就是指生物和它们的生活环境所构成的一个综合生态系统，大到整个海洋，小到一个湖泊、池塘，生活有各种各样的生物，都可看作独立的生态系。群落的定义目前不完全统一，通常认可的群落定义是Johnson（1964）提出的“即居住在一个特定区域内的生物组合。”它们之间是相互依存、相互制约的关系。一个生态系可由一个或更多的群落组成。由现生生物中组成的群落称为生物群落，而化石群落是指生物群落死后原地埋藏被保存为化石的一部分。需要指出，生物死亡后经过搬运形成异地埋藏，这样形成的化石群一般称为化石组合。在化石群落中，若有部分生物已被搬运他处，称为残留群；若有其它生活环境的生物迁入称为混合集群。古生态学中所研究的

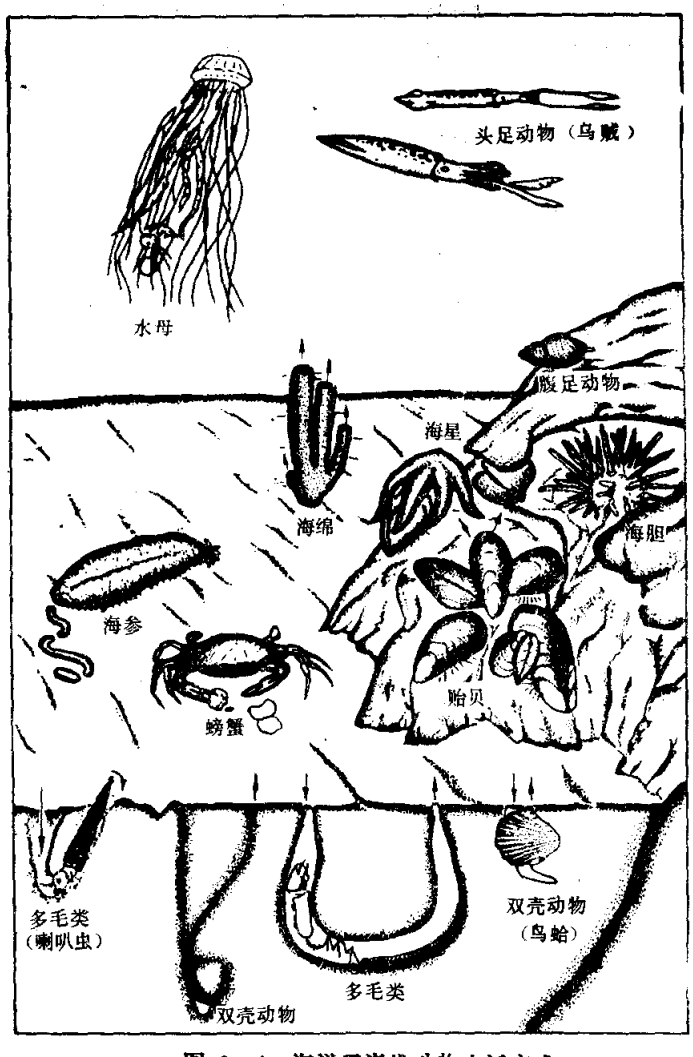


图 3—4　海洋无脊椎动物生活方式

（引自D. M. Raup and M. Stanley, 1978）

上分别为浮游生物和游泳生物，中、下为底栖生物，生活于硬质（右）、软质（左）底质上，或软质底质（下）内

对象是古群落。在根据化石组合恢复群落时，研究其埋藏和保存作用是特别重要的。研究埋藏群的分布及其与地质作用的关系已经形成一门独立的学科称为生物层积学(Biostratonomy)。从地层中发现的一个化石群，对其进行古生态学研究或作沉积相分析时，应首先判断它是原地埋藏还是异地埋藏，区分两者的标志可概括如下：

1．化石保存的完整性　原地埋藏的化石群，骨骼保存完整，关节或铰合部位没有脱落，表面和轮廓无磨损现象。例如山东山旺中新世硅藻土层中产出的玄武蛙（见第十七章，图17—17），不仅具有完整骨骼，且有皮膜印痕；又如湖南下石炭统石磴子组灰岩中保存的单体四射珊瑚和伴生的笛管珊瑚（*Syringopora*）（图 3—5），其生长方向几乎与岩层层面垂直，且未遭磨损，而异地埋藏的化石，保存不佳，个体多破碎或被磨损。

2．个体大小的分选性　原地埋藏化石，个体大小极不一致，从中可以观察到从幼年期

到老年期个体形态大小的变化。异地埋藏即经过水流分选，往往同样大小的个体埋藏在一起，且有磨损现象。但要注意，在某些情况下，外来化石可能经过分选与原来未经搬运的化石群混合在一起，个体大小也不相同。

3．两壳保存的分散性　原地埋藏的双瓣壳化石，一般是两壳闭合。即使两瓣分离，在同一地点或同一层位中，二者数量比例大致是 1:1；而异地埋藏同一属种两瓣比例极 不一致，甚至仅见其中某一瓣分散保存。

4．观察判断生物的生长位置　原地埋藏往往保持生物原来生活时的位置和方 向 或稍有变动；而异地埋藏不保持原生活时位置，例如多数珊瑚萼部向下或珊瑚体全部平卧，腕足类大多背壳朝下或喙部朝上（图3—6）。

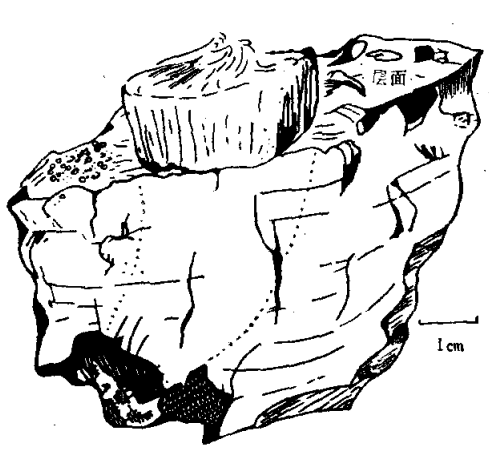


图 3—5　湖南邵阳下石炭统珊瑚
（引用）
灰岩中四射珊瑚和笛管珊瑚示原地埋藏

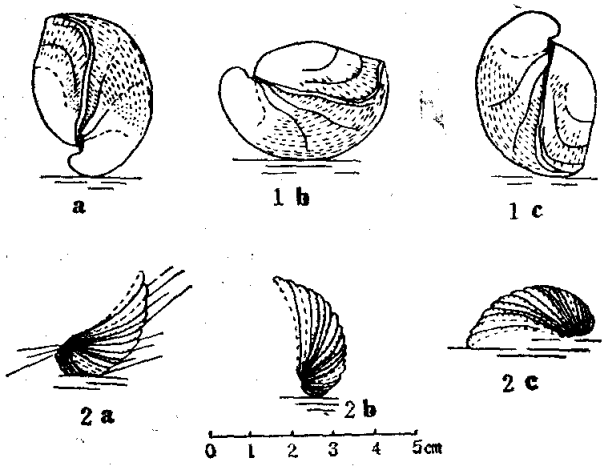


图 3—6　腕足类生长及埋藏示意图
（据Иванова, А., 1963）
上排：以肉茎附着的分喙石燕；下排：以壳刺固着的轮刺贝　a—正常，b—稍移动，c—经过搬运

第四章　生物的演化

一、生命的起源与有机体的发展

（一）生命的起源

生命的起源是当代科学研究的重大问题之一。恩格斯曾指出："生命的起源必然是通过化学的途径实现的"，这一论断已为大量科学实验所证明。现已知化学合成的各种过程，包括在一定能量条件下由无机元素（C、H、O、N等）合成低分子有机化合物（如甲酸、甲醛、脂肪酸、氨基酸等），并由低分子有机化合物合成高分子有机化合物（如聚甘氨酸、多糖、类蛋白质等），以及由高分子物质构成多分子体系（如蛋白质一核酸，蛋白质一糖类等团聚体），这种多分子体系具有与周围环境交换物质的性质，呈现初步的生命现象。

根据化学实验和化学记录，科学界推测地球上生命最早在原始海洋中形成。但近30年来，在碳质球粒陨石中分析出多种氨基酸，并在星际尘云中发现大量生命前有机物质的主要成分，甚至证明有病毒和细菌存在。因此，有的科学家提出了生命基本物质来源于地球形成之前的宇宙尘云的假说。虽然目前关于生命起源的具体途径还无定论，但有一点是肯定的，生命是自然进化的产物，而不是"神创"。

（二）细胞的起源

团聚体是前细胞阶段，而细胞膜的产生是细胞形成的主要步骤。细胞成为组织化的多分子体系的独立整体。没有细胞核的叫原核细胞；具有被核膜包围的细胞核的称真核细胞。约31亿年前的南非无花果树层中曾发现棒状细菌遗骸，说明原核生物早已存在。我国华北蓟县雾迷山组第Ⅱ—Ⅵ段的黑色燧石（约12—14亿年前）中发现有真核的多核体型藻类（刘志礼，1982，1990），估计真核细胞的首次出现还要早。

（三）动植物的分化

随着真核细胞生物的进化，由于营养方式的专门化，开始了动植物的分化，出现生产者——分解者——消费者三级生态体系：（1）进行光合作用制造养料，自养并供给其它生物的，称为自然界的生产者，发展为植物界；（2）以有机物为养料，把有机物分解为无机物，称为自然界的分解者，它们包括细菌和真菌等生物；（3）以植物和其它动物为食，称为自然界的消费者，发展为动物界。动物的出现是生物界发展的大事。

（四）动物机体的发展

1．原生动物、侧生动物和后生动物　最低级的单细胞动物称为原生动物。由单细胞动物演化出的多细胞动物称为后生动物。海绵动物是最低等的多细胞动物，仅由两层细胞组成；细胞虽有分化，但未形成组织。一般认为海绵动物是由原生动物发展来的一个侧支，故称为侧生动物。其它多细胞动物统称为真后生动物。

2．组织、器官　形态类似且功能相同的细胞集合体称为组织。各种组织完成一定的

机能，如肌肉组织。不同类型的组织联合形成有一定形态特征和生理机能的结构称为器官，如胃、肠等。器官联合完成一系列生理机能形成器官系统，如高等动物的消化系统。

3．胚层　受精卵经多次分裂形成囊胚，囊胚壁的细胞层称为胚层，胚层包围的空腔称为胚腔。胚层有两层或三层。低等动物如腔肠动物，只有两个胚层，即外胚层和内胚层，其内胚层所包围的空腔称原肠腔。其它较高级的动物在内、外胚层间产生中胚层，中胚层包围的空腔称为体腔（图 4—1）。

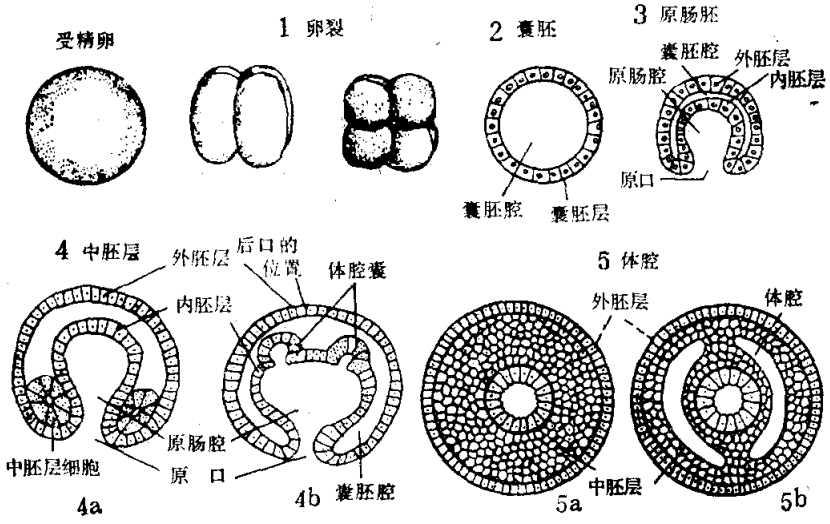


图 4—1　从卵裂到体腔形成过程示意图
（引用）
1—4—从卵裂到中胚层形成；5—环节动物的横切面

4．动物机体的演化　由两胚层动物演化为三胚层动物；由组织进化到器官和器官系统；动物体由辐射对称变为两侧对称；从原口动物演化为后口动物，这是动物机体进化的主要途径（图 4—2）。

胚胎中原肠腔与外界相通的孔称为原口，后来成为动物的口，肛门是次生的，这类动物称为原口动物。在与原口相反一端，原肠腔的内、外胚层相互紧贴而穿成一孔，成为幼虫的口，即后口，而原口成为幼虫的肛门，这类幼物称为后口动物。原始的原口动物无体腔，如扁形类和纽虫类，进而演化为具假体腔的动物（中胚层发育不完全），如腹毛虫类、轮虫类和节肢动物。介于原口动物与后口动物之间的有苔藓动物和腕足动物。后口动物都具真体腔，包括棘皮动物、半索动物和脊索动物。脊索动物中包括具有充分发达的神经系统的脊椎动物。最后进化到具有自觉能动性和智慧的人类。

二、物种形成

生物以物种作为繁殖后代的单元，依靠遗传保持物种的稳定；又以物种作为进化的单元，物种性状不断发生差异，通过隔离和自然选择等作用，旧种不断绝灭，新种不断产生。

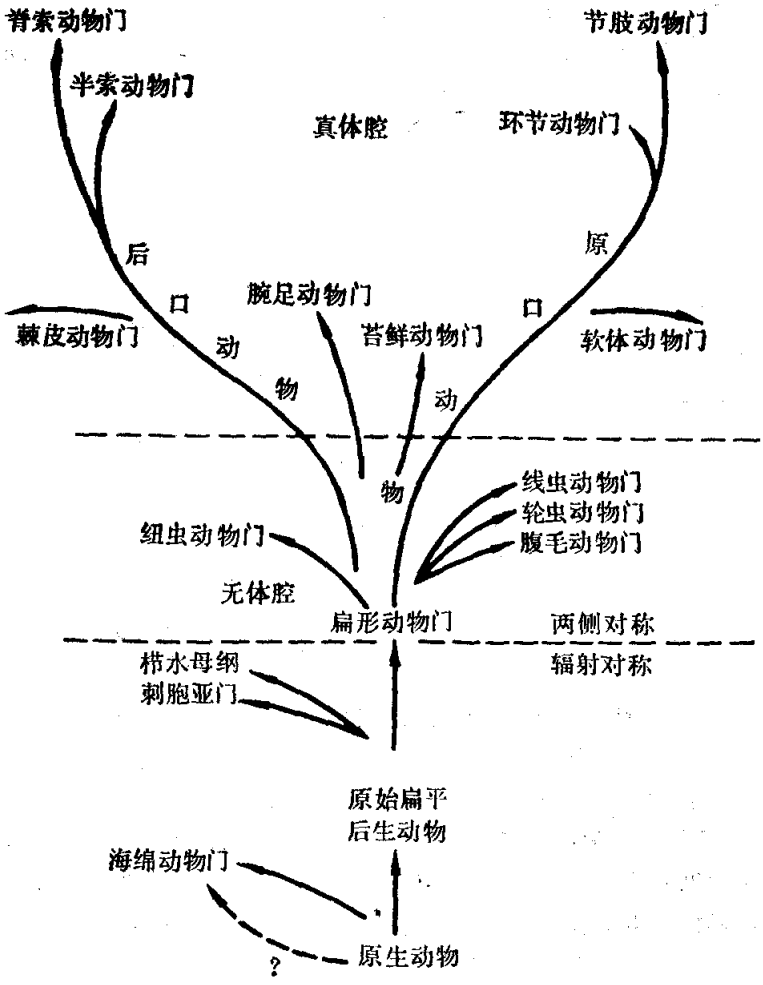


图 4—2 动物界各门类的演化谱系

（据何心一、徐桂荣，1987，修改）

1．遗传 遗传物质是基因。基因具自身复制的能力，能使物种在各世代中保持自身的特性。每种个体有一定量的基因，一居群中所有个体的基因总和构成基因库。一个物种的基因库基本上是稳定的，所以物种的特征能世代遗传。

2．变异 同种各个体的基因类型有不同程度变化，所以各个体之间都有差异。基因的突变和重组是使个体发生变异的主要原因。

3．隔离 同种的不同居群因生活在不同地区，形成地理隔离，使不同居群的个体之间无法杂交，失去基因交流的机会，从而导致隔离的各居群间产生不同方向的变异。

4．自然选择 生物与环境是一个统一整体，生物必须适应变化了的环境，“适者生存，不适者淘汰”。性状变异是自然选择的原料，通过遗传累积加强适应环境的变异，促使居群的基因库发生重大变化，为形成新种准备了条件。

5．物种形成方式 目前有两种理论：一种主张渐变方式成种；另一种主张突变方式成种。前者认为自然选择使遗传变异逐渐累积，而最后形成新种。新种与旧种之间有一系列过渡类型。后者认为成种过程是突然发生的，新种和旧种之间无中间类型；而且在一个

种的存在时期它的性状无重大变化，表现为长期稳定，只有在成种过程中发生性状的质变。后一理论称为间断平衡论。这两种理论的不同，最明显地表现在对时间—性状变化谱系有不同表达方式（图 4—3）。

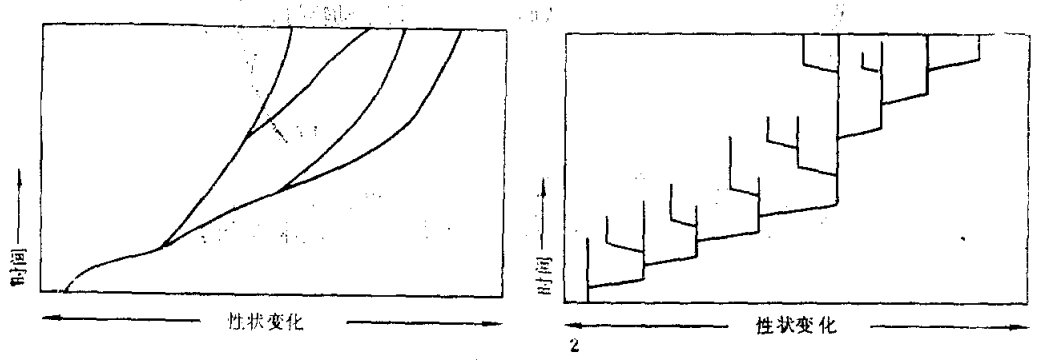


图 4—3 演化的两种模式

（据 N. Eldredge and S. J. Gould, 1972，简化）

1—渐变模式；2—间断平衡论模式

三、生物进化的一些重要规律

1．进步性发展 古生物学资料证明，自生命起源以来，生物界经历了由少到多、由简单到复杂、由不完善到完善、由低级到高级的上升的进步性发展。生物的进步性发展在地质历史上显示出各种不同的进化阶段（参看表 5—1）。

2．适应和特化 每一种生物都带有生活环境和生活方式的标记，例如，鱼类的流线形体形，有鳍和用鳃呼吸等，是它们在水中营游泳生活的标记。这是生物对环境适应的结果，适应是生物界的普遍规律。一种生物对某种环境条件特别适应，有些器官发生高度变异，并在生理上也有一系列变化，这种现象称为特化。现代马属单趾马是特化的结果。所以，古生物学可以根据化石的特征来恢复地质时期的环境。

3．适应辐射和适应趋同 由于适应不同生活条件，一种生物分化为两种生物，这个过程叫做分歧或趋异。如果某一类群的趋异向着两个以上的不同方向发展，适应各种生活条件，称为适应辐射。适应辐射常常在较短时期内完成，尤其常发生在类群（集群）绝灭之后，因为此时出现了大批未被占领的生态空间。如爬行动物在中生代初就向各种生活领域辐射，在陆地上有各种恐龙，在水中有鱼龙和蛇颈龙，以及在空中有翼龙（图 4—4）。

适应趋同是指一些类别不同、亲缘疏远的生物，由于适应相似的环境而在体形上变得相似，如鱼龙、海豚和鲸都是鱼形；腕足类的李希霍芬贝，双壳类的马尾蛤和单体珊瑚同形（图 4—5）都是趋同的著名例子。

4．绝灭问题 某些生物类别在地质历史上消失的现象称为绝灭。各地质时期都有生物绝灭事件发生，通常表现为属种绝灭，其绝灭率较低，这种现象称为背景绝灭（background extinction）或正常绝灭。但在地质历史的各个阶段又发生特别集中的绝灭事件，称为类群绝灭（mass extinction）*。类群绝灭有五个特点：（1）绝灭率很高；（2）所绝灭的

* Mass extinction 有译为集群绝灭、大绝灭、类群绝灭等，本书强调高等级类别的大量绝灭，故称为类群绝灭。

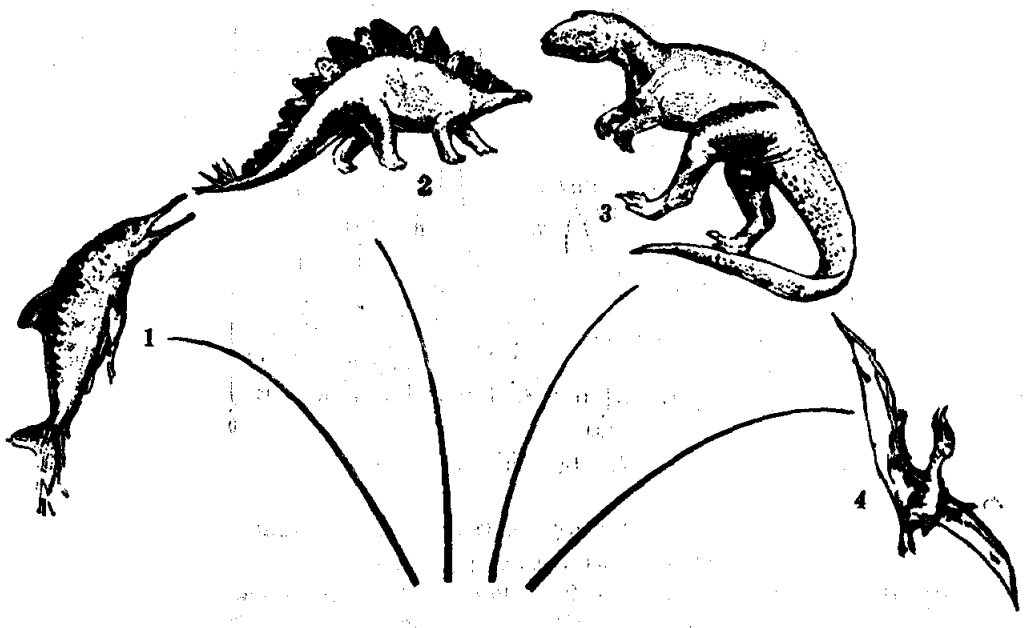


图 4—4　中生代爬行动物的适应辐射

1—海中游泳的鱼龙；2—陆上食草的剑龙；3—陆上食肉的跃龙；4—空中飞翔的翼龙

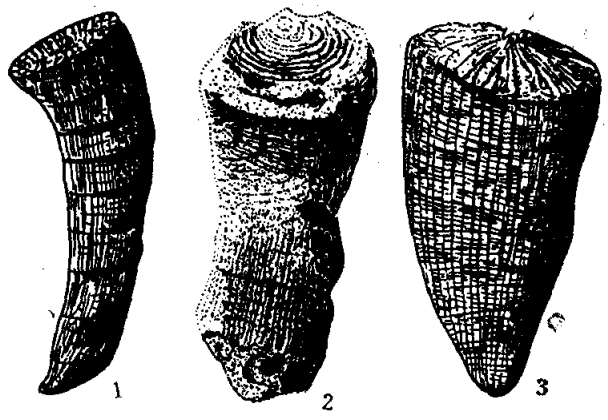


图 4—5　趋同现象的实例

1—单体珊瑚（锥状）；2—李希霍芬贝（*Richthofenia*）；3—固着蛤类马尾蛤（*Hippuritella*）

类别等级高，包括纲、亚纲和目等高等级类别绝灭；（3）波及全球或大区；（4）生态系统发生巨大变化；（5）时间短。在显生宙已知最大的类群绝灭事件有五次，见图 4—6。

解释类群绝灭的理论，概括地说可分为两种：一种主张渐变论，认为是生物演化阶段性的必然结果。另一种是灾变论，认为是环境的突发性变化打断了生物演化的正常进程，导致大范围的类群绝灭。近年来流行的外星体撞击地球引起白垩纪末类群绝灭的假设，是新灾变论的典型代表。

5．进化的不可逆性　生物界是前进性发展的，生物进化历史又是新陈代谢的历史，旧类型不断死亡，新类型相继兴起；已演变的生物类型不可能回复祖型，已灭亡的类型不可

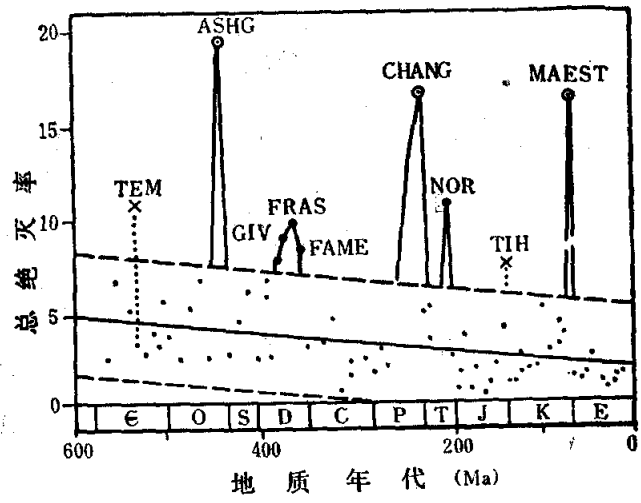


图 4—6 海生动物在地质历史上的绝灭率（每百万年绝灭的科数）

（据 Raup and Sepkoski Jr, 1984，修改）

类群绝灭出现在晚奥陶世（ASHG）、泥盆纪（GIV、FRAS、FAME）、晚二叠世末（CHANG）、晚三叠世（NOR）和晚白垩世（MAEST）。背景绝灭率表示在虚线之间

能重新出现，这就是进化的不可逆性。例如脊椎动物中由水生的鱼类经过漫长的地质历史和许多演化阶段演化为陆生的哺乳类，哺乳类中如鲸类虽回到水中生活，却不可能恢复鱼类的呼吸器官——鳃，也没有鱼类的运动器官——鳍，鲸的前肢仅仅外貌象鳍，而其骨骼构造完全不同。古生物学资料证明，地质历史上已绝灭的生物决不会重新出现，例如古生代的三叶虫、笔石；中生代的菊石、恐龙等，都是如此。因此不同时代的地层中必然具有不同化石，我们就可利用化石来确定地质时代。

第五章　古生物学在地质学中的应用

古生物学是研究地史时期生物的科学，它有为地质学和生物学服务的双重任务。本章着重论述它在地质学中的作用。

一、地层系统和地质年代的建立

早在十八世纪，科学家在寻找矿产的生产活动中发现，古生物化石的面貌最能反映地层系统的新老顺序。地质年代越新，地层层位越高，生物化石的面貌越接近现代。根据生物前进性进化的规律和地层学的“层序律”，科学家得出了相对地质年代的概念，并提出了与地层系统相对应的地质年代表（代、纪、世、期）。地层系统和地质年代表的建立主要根据古生物的发展阶段。以无脊椎动物和藻类为主以及低级脊椎动物无颌类及高等植物的裸蕨类出现的阶段，称为早古生代；以海洋无脊椎动物为主，脊椎动物向陆地侵进（从出现于早古生代的无颌类逐渐演化出鱼类、两栖动物及原始爬行动物，分别如总鳍鱼、坚头类及兽形类等），以及植物占领陆地（从裸蕨发展到蕨类、种子蕨类及原始裸子植物）的阶段，称为晚古生代；爬行动物的恐龙类盛极一时，裸子植物大发展，鸟类、哺乳类及被子植物出现的阶段，称为中生代；哺乳类和被子植物大发展的阶段，称为新生代；人类出现于新生代末期（见表5—1）。术语古生代（Palaeozoic）、中生代（Mesozoic）和新生代（Cenozoic）等其中的“生（—zoic）”，即指生物，尤其指动物而言。在1930年有人又提出显生宙（Phanerozoic）和隐生宙（Cryptozoic）两个术语，前者用以概括自寒武纪开始硬壳动物出现以来的地质历史；后者代表寒武纪以前很少硬体化石记录的古老的地质时期。前寒武地层中过去很少发现化石，因而按岩层变质程度划分为太古界和元古界，这种用法未被普遍承认。近20年来在隐生宙地层中发现的化石记录增多，尤其对微古植物的研究迅速发展，有人试图用低等古植物来划分隐生宙内的地质时期，如提出古植界、元植界等。从古生代开始，有了国际公认的统一的纪，纪以下分世，世以下分期。如早寒武世梅树村期、晚奥陶世五峰期等。一般说来，代是用动物或植物的某些纲或目的演化阶段加以划分的，如节肢动物门的三叶虫纲，原生动物门的鞭目，棘皮动物门的海蕾纲等均限于古生代。纪是利用动植物的某些科或属以及植物的属或种之出现或绝灭来划分的；世是根据动物的亚科或属以及植物属种划分的；期的划分一般用化石带。必须指出，地质年代是对应地层系统表而建立的。

二、划分和对比地层

当地质学家研究一套具体的岩层时，首先必须确定岩层序列及其地质年代，这项工作的主要方法是与已知地质年代的标准层序进行对比，并根据地层柱的特点作地层划分。化石标志是进行地层对比和划分的主要依据。应用古生物学的原理和方法进行地层学研究，

表 5—1　地质时代、生物演化简表

地质时代			同位素年龄(Ma)	生物演化阶段（高等类型出现）
			现　代	
新生代	第四纪	全新世	0.01	人类出现
		更新世	2	
	晚第三纪	上新世	5	近代哺乳类出现
		中新世	24	
	早第三纪	渐新世	38	马类出现
		始新世	55	原始鲸类出现
		古新世	63	被子植物、浮游钙藻出现
中生代	白垩纪		138	鸟类、哺乳类出现
	侏罗纪		205	蜥龙、鱼龙出现
	三叠纪		～240	兽形类、裸子植物出现
晚古生代	二叠纪		290	坚头类、种子蕨
	石炭纪		360	鱼类、节蕨、石松、真蕨植物出现
	泥盆纪		410	裸蕨植物出现
早古生代	志留纪		435	无颌类出现
	奥陶纪		500	硬壳动物出现
	寒武纪		～600	不具硬壳的裸露动物出现
元古代	晚	震旦纪	850	多细胞动物、高级藻类出现
	中		1000	真核生物出现（绿藻）
	早		1600	原核生物出现（菌类及蓝藻）
太古代			2500	生命现象开始出现
冥古代			3800?	
			4600	

目前已经形成一专门学科，称为“生物地层学”。用化石对比划分地层主要有以下几种方法：

1．标准化石法　古生物学家把生存时限短、地理分布广、保存好、数量多因而易于在一定地层中发现的化石称为标准化石。应用标准化石对比地层，简单易行，最为方便。

2．种系演化法　根据生物的演化关系能确切地证实地层层位和时代，如筵的副隔壁是由蜂巢层发展来的，因此可有把握地说，产出具副隔壁的筵类的岩层，其层位一定高于只产具蜂巢层的筵化石的岩层。

3．生态地层学法　研究化石群落和环境的关系，在地层划分对比中考虑化石群落在时间空间上的变化，可以克服由于相变和化石保存等原因所造成的地层对比的困难。

三、在研究古地理、古气候方面的意义

古生物和现代生物一样，其空间位置多种多样，因此，阐明某个地质时期各种古生物的生活环境，就可以推断该时期地表的海陆分布、海岸线的位置以及湖泊、河流、沼泽的范围等等。例如珊瑚、腕足动物、菊石、海胆、有孔虫等都是海生动物，其化石分布范围属于古海洋；舌形贝、牡蛎，有孔虫和介形虫的某属种生活在滨海近岸地带，可根据这些化石的分布推测海岸线的位置；陆生植物和昆虫，淡水生活的叶肢介等，其化石分布的地区为古陆或湖泊、沼泽和河流。可见古生物学资料是恢复古地理的重要依据。

能够反映沉积环境的岩石特征和反映古生物生活环境的化石特征，两者综合起来称为相。例如，黑色笔石页岩相代表较深的滞流水还原环境。只根据生物化石特征确定的相称为生物相。生物对环境的适应性有广狭之分，狭生性生物只能生存在特定的环境中，对环境条件的变化十分敏感，例如，造礁珊瑚限于温暖清净的浅海，是一种狭生性生物，所以造礁珊瑚化石能指示温暖浅海的环境。这种能明确指示某种沉积环境的化石称为“指相化石”。化石同时也能指示古气候，植物常按照气候纬度分布。例如，石炭—二叠纪我国大部分地区分布着华夏植物群，说明当时处于温热（可能属热带、亚热带）气候条件下。冈瓦纳大陆二叠纪的舌羊齿植物群代表寒冷气候。

四、在地球物理学方面的应用

“古生物钟”是用珊瑚等化石表壁上留下来的节律生长痕迹，计算地质时期地球自转速率的变化。韦尔斯（J. W. Wells，1963）研究现代珊瑚时，发现珊瑚外表的生长纹每年约增长360条，他认为每条生长纹代表一昼夜时间。在这基础上它进而研究了泥盆纪和石炭纪的四射珊瑚，发现四射珊瑚外表有粗细两种横纹。他认为粗的（生长带）是年生长周期的痕迹；细的（生长线）是昼夜生长周期的痕迹（图5—1）。泥盆纪珊瑚的两条生长

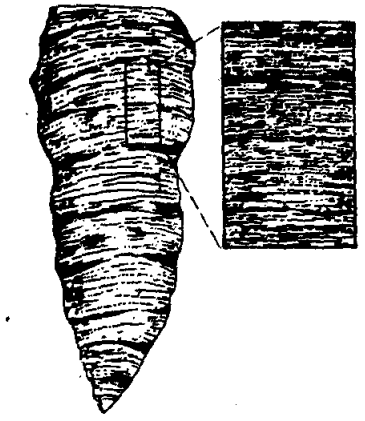


图 5—1　四射珊瑚（*Holophragma Calceoides*）的生长带及生长线
（据 Raup & Stanley，1971）

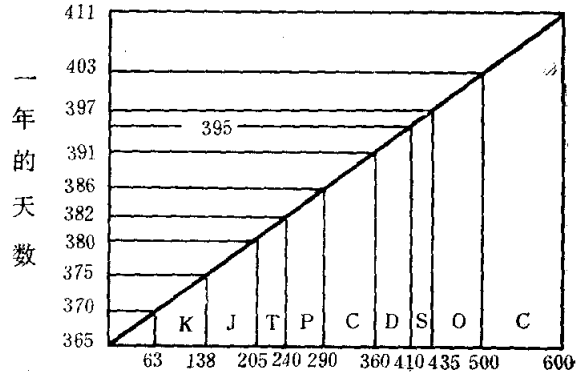


图 5—2　地质时期每年的天数变化
（据 J. W. Wells，1963）
纵坐标表示每年的天数；横坐标表示同位素年龄，单位：Ma

带之间约有385—410条生长线，石炭纪有385—390条。因此他推测泥盆纪和石炭纪时一年的天数要比现代多。这个推测为地球物理学和天文学的计算所证明，因为潮汐摩擦使地球自转变慢，使每天的时间一个世纪大约增加0.0016秒，故每年的天数逐渐减少（图5—2）。韦尔斯的推断与天文学计算不谋而合，证明“古生物钟”有实用意义。

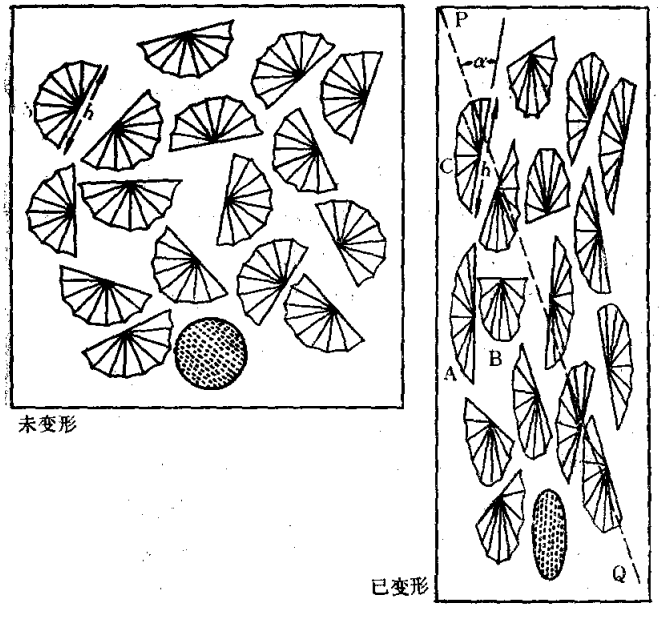


图 5—3　腕足类壳的变形未变形（左）和已变形（右）
（据 Raup & Stanley, 1971, 1978）

古生物资料应用于地球物理学的另一个重要方面是从化石的扭曲形态研究地质构造的形变。根据变形椭球体的概念，在均匀应变情况下，一个原始的球形物体，在变形后成为椭球体。我们可以根据变形后的形态进行应变分析。化石体的变形容易与未变形的化石比较，可以通过计算恢复其变形前的状态（图5—3）。从而为地质构造变动的研究提供可靠信息。

五、在地球化学和矿产研究中的应用

地质历史上地球化学元素丰度的变化，一些矿产的成因，与古生物演化有一定关系。

在地球形成初期原始大气中氧的含量很少，随着生命起源和发展，藻类的光合作用使大气中氧的含量逐渐增加。估计10亿年前氧的含量为现代大气中氧含量的10%。后来高等植物的出现使氧含量加速增加到现代的状态。同时影响到地壳成份和岩石矿产等一系列变化。在前震旦纪灰岩和硅质岩主要是由化学成因形成的；而寒武纪以来生物成因的碳酸盐岩和硅质岩占了相当大的比例；元古代的条带状铁硅矿床，主要与弱氧条件的铁细菌作用有关，在氧化条件增加的情况下多半在近岸浅海形成由鲕状赤铁矿，鲕绿泥石和菱铁矿等组成的矿床。锰元素的分布也有类似的变化。由于缺乏游离氧，在古老的沉积物中缺乏石膏、硬石膏、重晶石和天青石等硫酸盐矿物；同时也不可能形成许多金属和半金属高价离子的氧化物，如三价铁、四价锰、五价矾、六价铀、六价硒等的矿物。可燃性有机岩（煤和石油）是藻类和高等植物发展的结果。许多元素的富集与古生物有关，如磷的富集与几丁质生物壳有关，稀有和有色金属（Mo、V、U、Ni、Co、Pb、Cu等）往往富集在生物岩、炭质页岩、笔石炭质页岩及煤系地层中。

第二篇　各　　论

第六章　原生动物门(Protozoa)

一、概　　述

原生动物是一类与多细胞后生动物相对应的最低等的真核单细胞动物。原生动物的个体由一个细胞组成，但它是一个能够独立生活的有机体，具有新陈代谢、刺激感应、运动、繁殖等机能。原生动物没有真正的器官，但其细胞产生分化，形成了“类器官”，各司一定的功能。原生动物身体上的鞭毛、纤毛、伪足就是运动类器官。

原生动物个体微小，一般需用显微镜才能看到，其身体由一团细胞质和细胞核组成。有些原生动物的细胞质内具有骨架或分泌坚硬的外壳。本门动物分布广泛，多生活在淡水或海水以及潮湿的土壤中，有些在动植物体内营寄生生活。

根据运动类器官的有无和类型，原生动物门一般可划分为：鞭毛虫纲、孢子虫纲、纤毛虫纲和肉足虫纲。

鞭毛虫纲的动物身体具一条或数条丝状鞭毛，主要作为运动类器官，如眼虫(*Euglena*)。本纲无重要化石。

孢子虫纲的动物无运动类器官，营寄生生活，未发现化石。

纤毛虫纲的动物身体表面生出许多短纤毛。纤毛有节奏地摆动使身体运动，如草履虫(*Paramoecium*)。据报道目前已知的水生纤毛虫类大约有40％属于丁丁虫类(Tintinnids)。地史时期有不少丁丁虫类化石。

丁丁虫类又称铃纤虫类，身体常呈圆锥形或喇叭形，长一般在45—1000 μm。动物体具一个十分精致的瓶状硬壳，称为丁甲。丁甲由细胞分泌的假几丁质或有机质胶结外来的矿物颗粒和生物碎壳构成，而已发现的化石壳体则以钙质为主。丁甲外形有铃形、球形、锥形、瓶形、弹头形或钉形等。丁甲可分为领、口带、反口带、尾凸几部分（图6—1)。

丁丁虫营浮游生活，分布很广，出现在所有海洋的透光带，仅极少数生活于淡水。

丁丁虫类出现于志留纪。侏罗纪和早白垩世的化石较多，主要是称为瓮甲虫类的钙质壳类型（Calpionellids，图6—1,3)。从晚白垩世开始仅发现个别化石记录，而现代水体中丁丁虫类又极为繁盛。丁丁虫类化石主要保存在灰岩中，在泥灰岩、黑硅岩、页岩和海绿石粘土、泥岩中也常出现。化石丁丁虫的形态经常只能利用纵向或横向切面来进行研究。

肉足虫纲的动物体表可形成临时性的细胞质突起，称为伪足，作为运动类器官及捕食之用。如变形虫（*Amoeba*)。一部分肉足动物具硬壳或骨架，在地层中保存了丰富的化石，

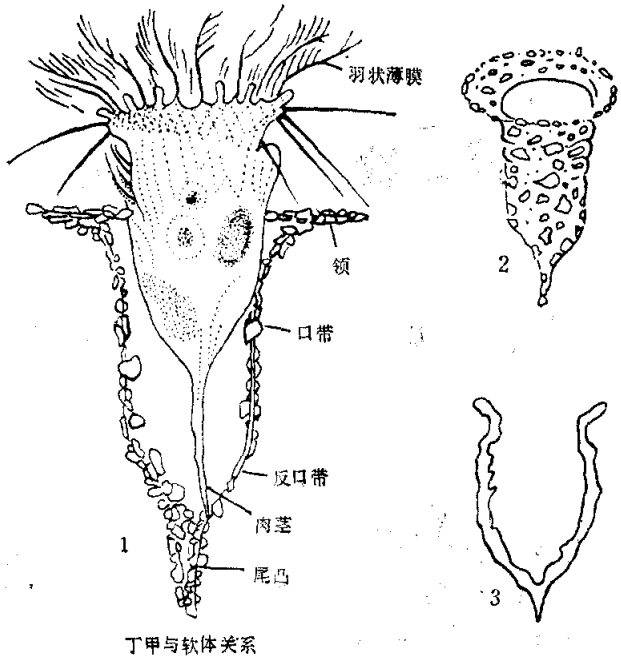


图 6—1 丁丁虫类

(引自 D. J. Jones, 1956)

1—丁丁虫剖视，×180；2—丁甲侧视，×180；3—丁甲纵切面，×180

比较重要的有放射虫目和有孔虫目。

二、放射虫目(Radiolaria)

(一) 放射虫目的一般特点和分类

放射虫是海生漂浮的单细胞动物，具放射排列的线状伪足。细胞质内有一个几丁质的中心囊，表面包以角质膜，膜上有小孔，使囊内外的细胞质相互沟通。囊内有核，司营养和生殖；囊外细胞质常有许多脂肪粒和空泡以降低身体的比重，有利于动物的漂浮生活(图 6—2，1、2)。

放射虫形状多样，通常为球形、钟罩形，也有其它形状。身体直径 0.1—2.5 mm，群生集合体可大于 15 mm。放射虫的硬体是细胞质分泌的骨架，通常包藏在细胞质中。骨架化学成分因类而异，多为硅质或含有机质的硅质，少数含硫酸锶。

放射虫的分类是根据中心囊结构和骨架成分。骨架的形态特征在放射虫化石的分类中也占重要地位（图 6—2，3、4、5）

(二) 放射虫的生态及地史分布

放射虫喜好大洋环境，营漂浮生活，地理分布十分广泛。放射虫多分布在温暖海域，赤道地区更为丰富多样；它们还和硅藻一起，繁盛于近极海域。在现代海洋中依温度不同已经划分出极区带、近极带、亚热带、热带等典型表层放射虫动物群。不同的水深也存在不同的动物群组合。一般暖流影响地带的放射虫多而壳薄孔小，构造纤细；而寒流影响地带的则壳厚刺粗，构造致密。放射虫的硅质壳沉于海底，不易溶解，可大量富集，其堆积

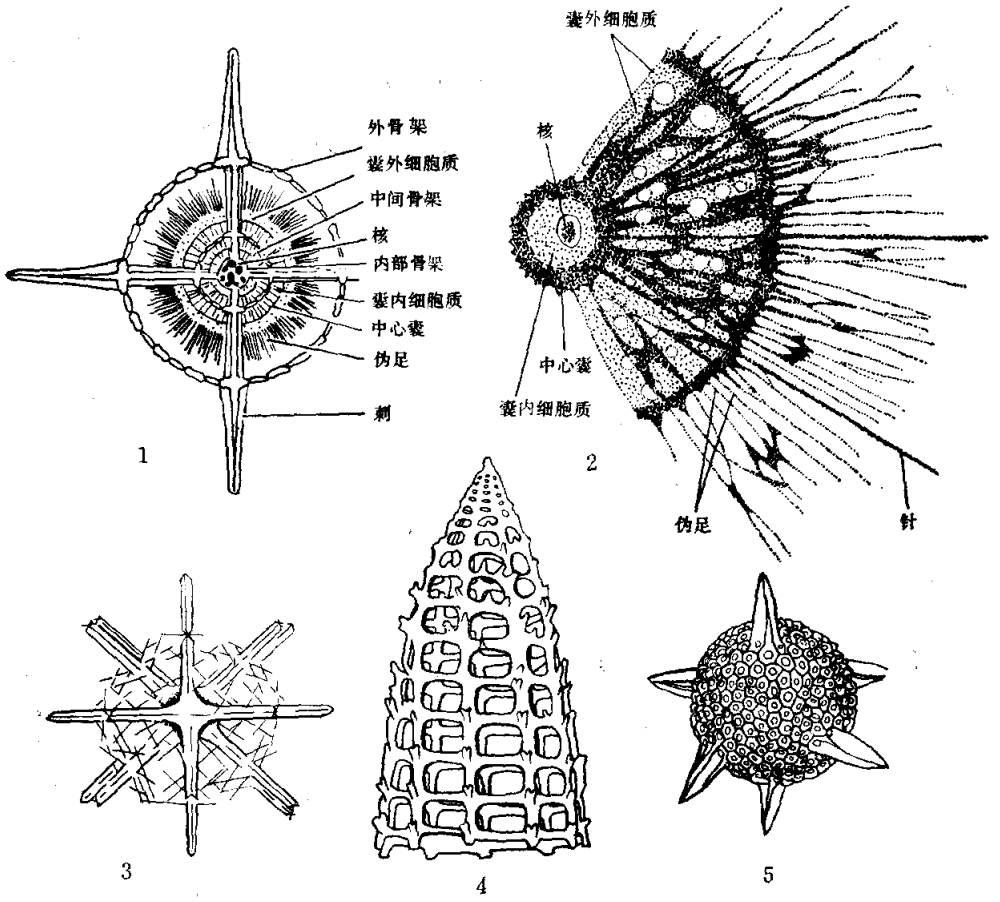


图 6—2 放射虫的构造及主要类别的代表

（转引自杨遵仪、郝诒纯，1980）

1—2—放射虫的软体，硬体构造。3—棘刺虫亚目，*Staurocantha*，×100。4—罩笼虫亚目，*Bathropyramis*，×150。5—泡沫虫亚目，*Hexastylus*，×200

密度十分惊人，有人计算在一立方吋沉积物中可达一百万个个体。

放射虫自寒武纪出现，泥盆纪后期到石炭纪最为繁盛。侏罗纪、白垩纪时放射虫发展到新的水平，壳形趋于复杂化，出现不少新类型，分布在特提斯海并东延到环太平洋地区的中生代沉积中。新生代是放射虫的极盛时期。尤其是始新世及中新世，放射虫所有各科均已出现，广布于世界各地，形成有代表性的化石群。

放射虫化石常保存在高硅质岩石中，如黑硅岩、石英岩、硅质页岩及燧石层等；也发现于石灰岩、泥岩、钙质页岩及火山岩中。

三、有孔虫目（Foraminiferida）

（一）概述

有孔虫是一种具伪足的微小单细胞动物，大多具矿质硬壳，壳上多有开口或小孔，故名有孔虫。有孔虫身体由一团原生质组成（包括细胞质和细胞核）。细胞质分为两层，外层薄而透明叫外质，可分泌外壳；内层在壳内颜色较深叫内质（图 6—3）。

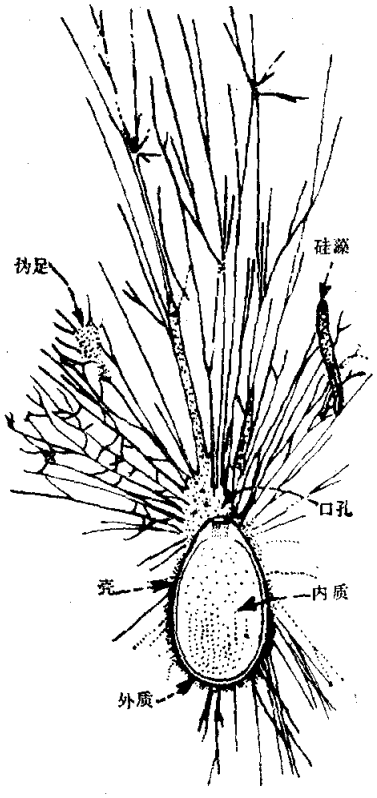


图 6—3　现代有孔虫　奇杆虫（*Allogromia*）
（据 M. S. Schultze, 1854）

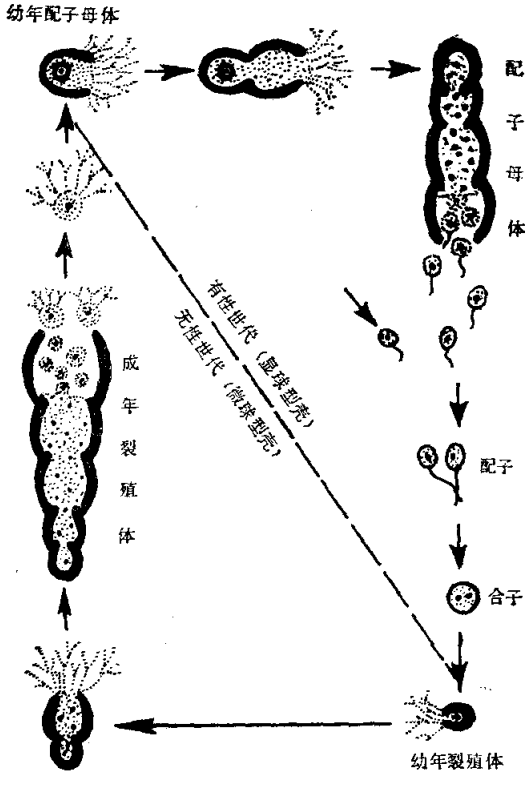


图 6—4　有孔虫的生活周期
（据 R. R. Shrock, 1953，修改）

现代有孔虫绝大多数海生，少数生活在泻湖、河口等半咸水环境，可在超过正常盐度的水体中生活；极个别种类如瓶形虫超科（Lagynacea）的个别属也可在淡水中生活。大多数有孔虫营底栖生活，少数漂浮。

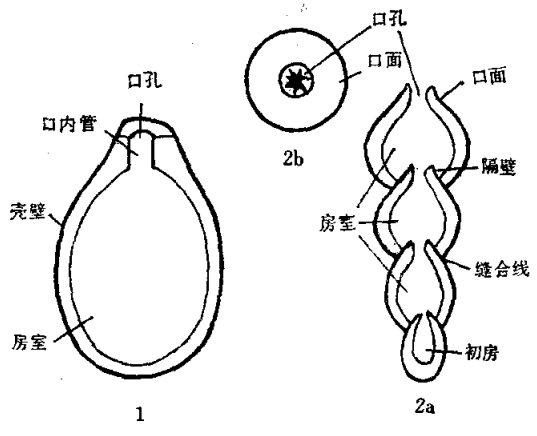


图 6—5　有孔虫壳的基本构造
（据杨遵仪、郝诒纯，1980）
1—*Allogromia*，纵切面；2—*Nodosaria*，2 a，纵切面，2 b，顶视

有孔虫通常有两种生殖方式，即有性生殖和无性生殖，同一物种在其发育过程中两种生殖方式交替进行，这种现象叫做世代交替（图 6—4）。无性世代所产生的壳（即配子母体的壳），其第一个房室（初房）较大，叫做显球型壳。而有性世代产生的壳（裂殖体的壳），其初房较小，叫做微球型壳。因此同一个种由于世代交替产生了两种不同类型的壳，称为有孔虫壳的双形现象。

最早的有孔虫化石发现于寒武纪，其后在石炭二叠纪、侏罗白垩纪、第三纪几经兴衰，一直延续到现代。

（二）有孔虫壳的特征

1．壳的基本构造

有孔虫的壳由细胞质分泌或由细胞质分泌胶结物粘结外来物质而成。壳径0.02—110 mm，一般在10 mm以下。

外壳比较简单的有孔虫如：*Allogromia*（奇杆虫，图6—5，1）是由假几丁质膜围成一个椭球形或球形空腔，称为房室（壳室）。房室顶端有一开口，叫口孔。大多数有孔虫的壳由若干个房室组成，并形成各种复杂的形状。如*Nodosaria*（节房虫）的壳由沿一条直线排列的几个房室组成。如图6—5，2，最早形成的房室叫初房，其后陆续分泌其它房室。最后一个房室叫终室，其顶端的开口就是口孔。分隔房室的壳壁叫隔壁。相邻两房室之间壳表的分界线叫缝合线。有孔虫壳表可见各种纹饰，如图6—6中14—18所示，有网格状，

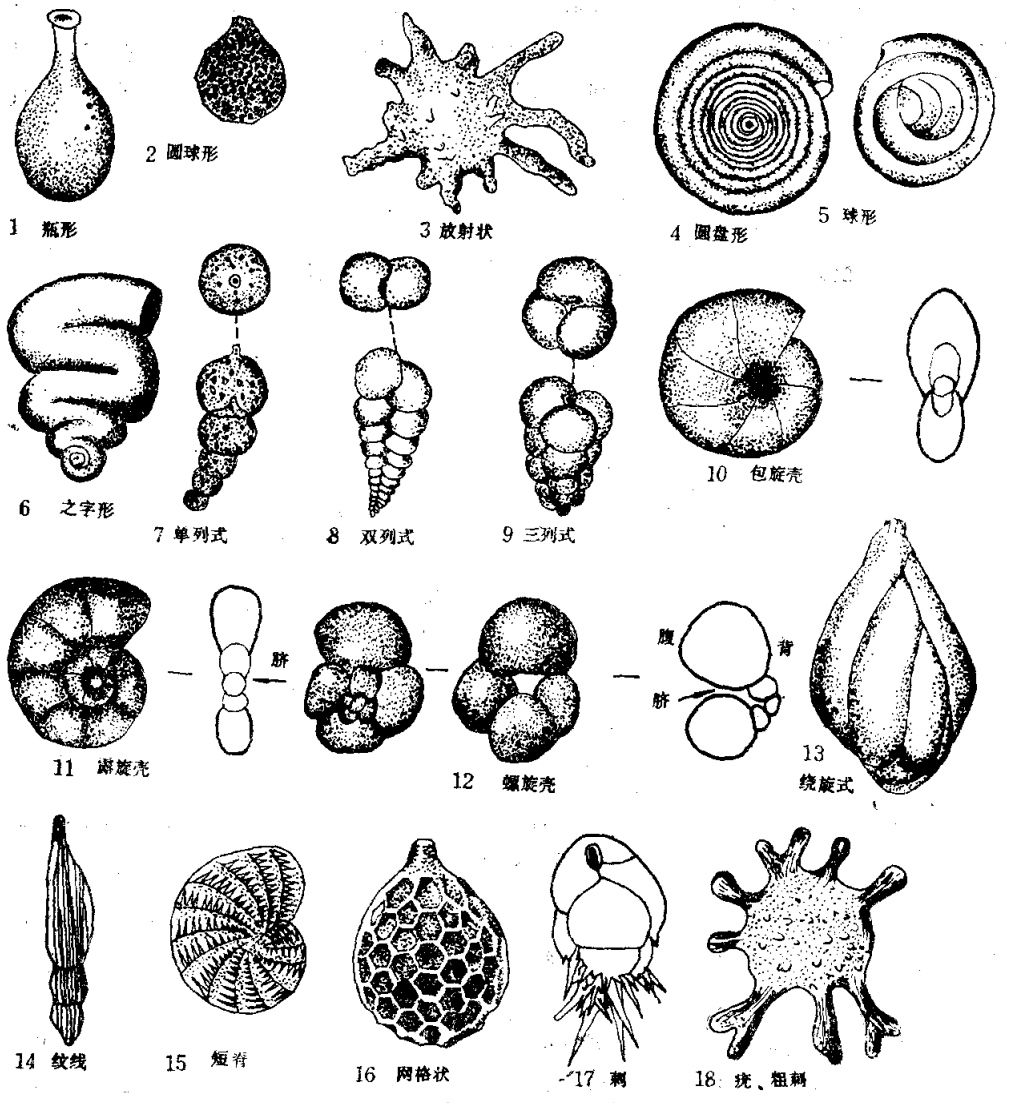


图 6—6 有孔虫的壳形及纹饰

（据杨遵仪、郝诒纯，1980，修改）

1—3—单房室壳；4—6—双房室壳；7—13—多房室壳；14—18—壳面纹饰

纹线、肋脊、疣刺等。

多房室壳的壳体由两个以上的房室构成，按房室排列方式不同可分为：

列式壳：房室沿一直线或弧线排列成单行为单列式壳；排成双行的称双列式壳；排成三行的称三列式壳（图 6—6、7、8、9）。

平旋式壳：房室在同一平面上环绕初房生长，每绕一圈即构成一个壳圈。平旋壳两侧对称，多呈盘形或凸镜形，后生壳圈往往从两侧包裹先生的壳圈，由于包裹程度不同又有露旋壳和包旋壳之分（图 6—6，10、11）。

螺旋式壳：房室不在同一平面上围绕初房生长，而是成螺旋式排列。螺旋式壳两侧不对称，有背腹之分。背侧多外突，后生壳圈包裹先生壳圈较少；腹侧包裹较多，中央多下凹成脐（图 6—6，12）。

绕旋式壳：是房室围一假想轴绕旋排列（图6—6，13）。常见的为小粟虫式，即房室在若干个方向不同而彼此有一定夹角的平面上绕旋生长。每个壳圈由二个房室构成，依其相继生长的两个房室绕旋平面的夹角不同，可分为双玦虫式，夹角为 180°；三玦虫式，夹角为 120°；五玦虫式，夹角为 144°（图 6—7）。

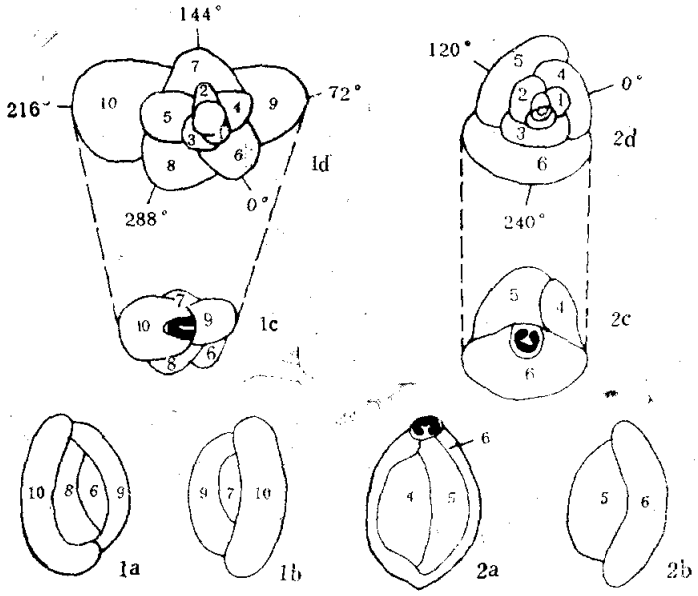


图 6—7　五玦虫式（1）和三玦虫式（2）的房室排列图解

1a、1b、2a、2b—壳侧视；1c、2c—壳口视；1d、2d—壳横切面。图中 1—10 数字示房室生长顺序

（据杨遵仪、郝诒纯，1980）

2．口孔：口孔是有孔虫沟通壳内外的主要通道。与房室同时形成的叫原生口孔，此外还有一些辅助通道称次生口孔。口孔的形状和位置多样，为分类的主要依据（图 6—8，1—8）。

口孔的形状有圆形、半圆形，裂隙状、放射状、筛状等。口孔分布的位置常见的有位于壳体末端、口面基部、口面、脐部、壳缘或缝合线上等。口孔附近产生一些构造使之更加复杂，如唇、瓶口唇、齿等（图 6—8，9—12）。

3．壳壁成分及微细构造：壳壁成分及微细构造近年来已成为有孔虫分类的重要依据，

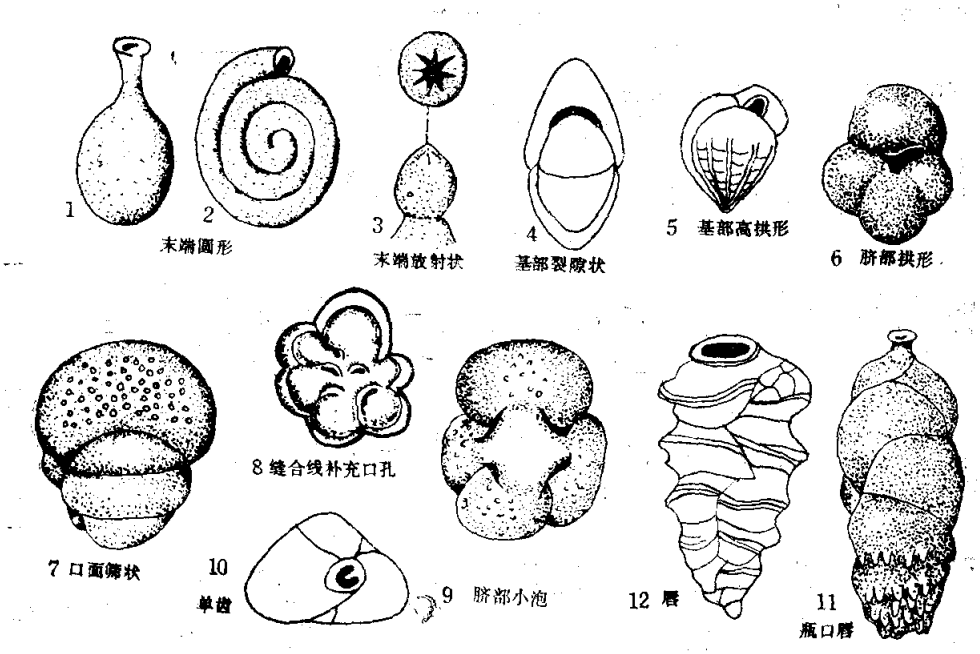


图 6—8 有孔虫的口孔

（据杨遵仪、郝诒纯，1980，修改）

1—8—口孔位置及形状；9—12—口孔附近的构造

主要有下列几种类型（图 6—9）。

（1）蛋白有机质壳：其壳由一种含蛋白质的有机质构成，又称假几丁质壳。某些原始类型有孔虫具这种壳，薄而不坚实，很少保存成为化石。

（2）胶结壳：壳壁是由细胞质分泌的有机质、碳酸钙、氢氧化铁等作为胶结物，胶结外界的矿物质及生物碎壳而成。胶结壳壁多为粒状结构。

（3）分泌钙质壳：由细胞质分泌矿物质组成，主要为碳酸钙，常结晶成方解石，由于其微细构造不同，可分为下列几种类型。①似瓷质壳：方解石晶体排列无方向性，壳不透明，一般无微孔。②钙质微粒状壳：粒状方解石紧密排列，微粒如排列成行，壳壁则呈现纤维状的壳层。③钙质透明微孔壳：壳壁具微孔，半透明，结构为微粒状或纤维状。

（三）有孔虫的分类

研究有孔虫已有一百多年的历史，积累了丰富的资料，对有孔虫分类，虽然各家意见不一致，但都把壳的特征作为分类的主要依据。目前已发现的有孔虫已逾三千属，三万多种。

最新的有孔虫分类是美国学者洛布利奇和塔潘（A.R. Loeblich et H. Tappan, 1988）在其专著《有孔虫属及其分类》中提出的。该书汇集了大量的资料，将有孔虫定为目，划分出 12 个亚目，74 个超科，近 600 个科和亚科，包括 3000 余属。

为使用方便，本书仍采用郝诒纯等 1980 年的分类方案，该方案基本上根据洛布利奇和塔潘（1964，1974）的分类体系加以修改而成。

本书将有孔虫确定为目，以下各级分类单位划分如下：

1．亚目的划分：有孔虫目根据壳壁成分；微细构造、隔壁褶皱和旋脊、拟旋脊发育程度分为六个亚目（见表 6—1）。

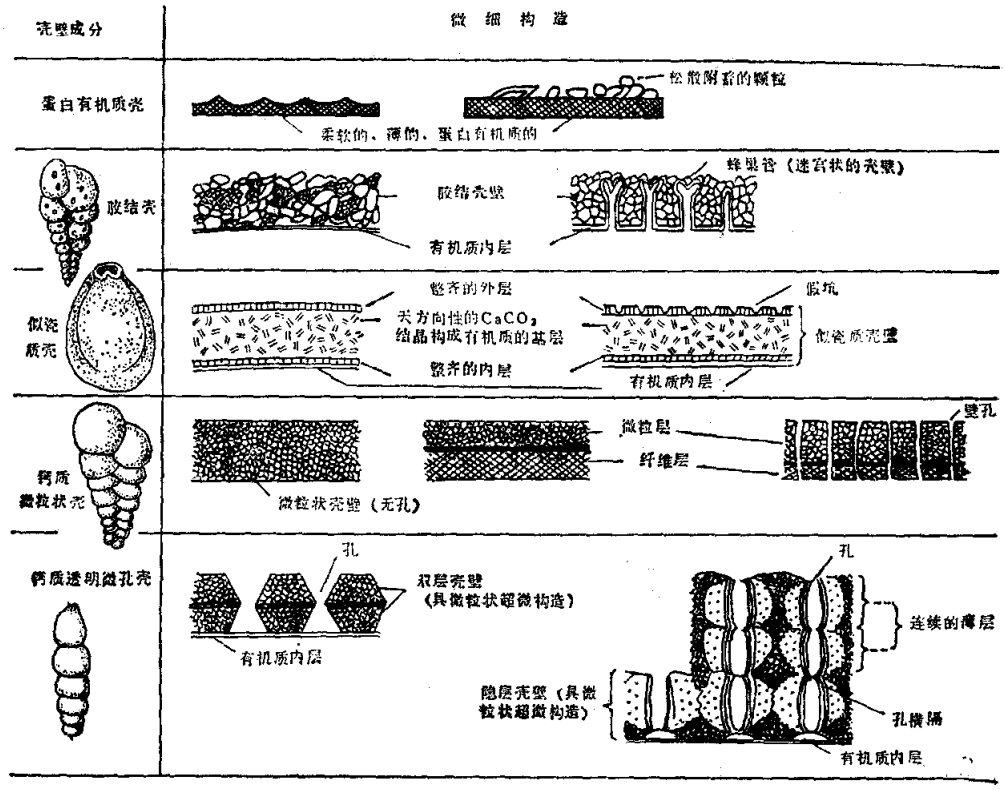


图 6—9　有孔虫的壳壁成分及微细构造

（据 M. D. Brasier, 1980，修改）

表 6—1　有孔虫各亚目特征

亚目名称	壳壁成分	壳壁微细构造	其它	超科的划分及属例	时代分布
奇杆虫亚目 (Allogromiina)	蛋白有机质	不分层		瓶形虫超科	ϵ_3—Rec.
串珠虫亚目 (Textulariina)	胶结质	微粒状、不分层		砂盘虫超科：单房壳，双房壳。如 *Ammodiscus*（图 6—10） 曲杖虫超科：多房室壳，如 *Lituola*（图 6—10）	ϵ—Rec. C—Rec.
内卷虫亚目 (Endothyriina)	分泌钙质	微粒状、纤维状不分层或分层	可具假旋脊	拟砂户虫超科：单房和双房壳隔壁不发育，如：*Parathuramminа*（图 6—10） 内卷虫超科：多房室壳，隔壁发育完全。如 *Endothyra*（图 6—10）	O—C S—T
纺亚目 (Fusulinina)		微粒状，纤维状，分层	可见隔壁褶皱、旋脊、拟旋脊	超科划分见后	C—P
小粟虫亚目 (*Miliolina*)		微粒状，无孔，不分层		小粟虫超科。如：*Quinqueloculina*（图 6—7）	C—Rec.
轮虫亚目 (Rotaliina)		透明多孔，放射状或微粒状。一般分层	可具管系	超科划分见表 6—2	C_2—Rec.

2．超科的划分：上述各亚目划分超科的依据不完全一致，表 6—1 中已有介绍。其中轮虫亚目数量最多，约占有孔虫属的 40%以上，各主要超科特征见表 6—2。

表 6—2 轮虫亚目各主要超科特征

超科名称	壳壁微细构造	房室排列	口孔特征	属例	时代
节房虫超科 (Nodosariacea)	透明多孔放射状	单列，平旋绕旋式	末端放射状为主；少数缝状、圆形	*Nodosaria* 节房虫(图6—11,1)	C_2—Rec.
小泡虫超科 (Buliminacea)	透明多孔，放射状	高螺旋式，三列，双列，单列式	高拱形为主，常具颈，内齿板	*Bulimina* 小泡虫(图6—11,2)	T_2—Rec.
圆盘虫超科 (Discorbacea)	透明多孔，放射状	低螺旋式为主，少数后期环圈式	缘内口孔为主，少数有补充口孔	*Discorbis* 圆盘虫(图6—11,3)	T_2—Rec.
轮虫超科 (Rotaliacea)	透明多孔，放射状	平旋，螺旋式，双列式	基部口孔，有次生口孔	*Ammonia* 卷转虫(图6—11,4)	K—Rec.
抱球虫超科 (Globigerinacea)	透明多孔，放射状，微孔粗	平旋，螺旋式，双列式	单口孔或复口孔，常具次生口孔	*Globigerina* 抱球虫(图6—11,5)	J_2—Rec.
圆片虫超科 (Orbitoidacea)	透明多孔，放射状	旋卷，部分为环圈式，一般由三层房室组成	原生口孔（或无）	*Orbitoides* 圆片虫(图6—11,7)	K—Rec.
诺宁虫超科 (Nónionacea)	透明多孔，微粒状	平旋式，低螺旋式	基部口孔，面口孔位于壳缘，可向背腹两侧延伸	*Nonion* 诺宁虫(图6—11,6)	T_3—Rec.

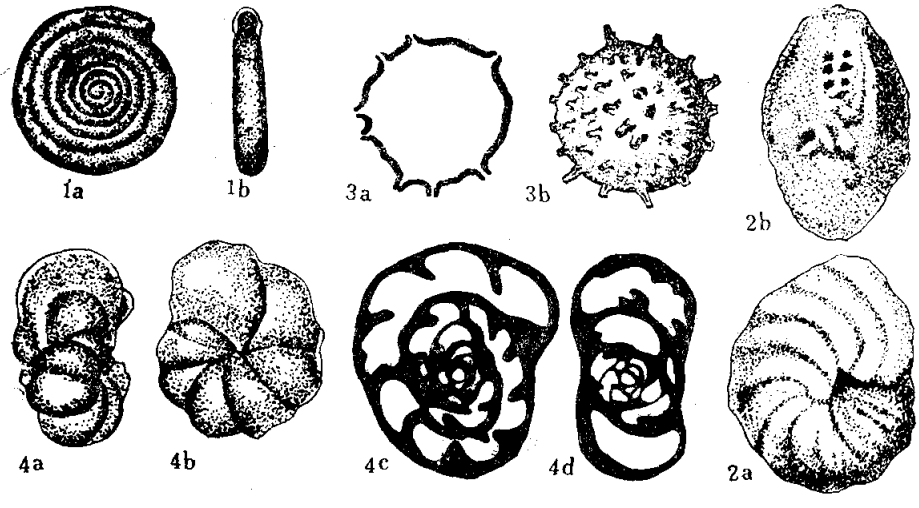


图 6—10 串珠虫亚目（1、2），内卷虫亚目（3、4）化石代表属

（转引自杨遵仪、郝诒纯，1980；其中 3，转引自何心一等，1987）

1—*Ammodiscus*（砂盘虫），放大，1a，侧视，1b，口视。2—*Lituola*（曲杖虫），×16，2a，侧视，2b，口视。3—*Parathurammina*（拟砂户虫），3a，切面，×55，3b，侧视，×40。4—*Endothyra*(内卷虫)，4a，侧视，4b，口视×63；4c，中切面，4d，轴切面，×35

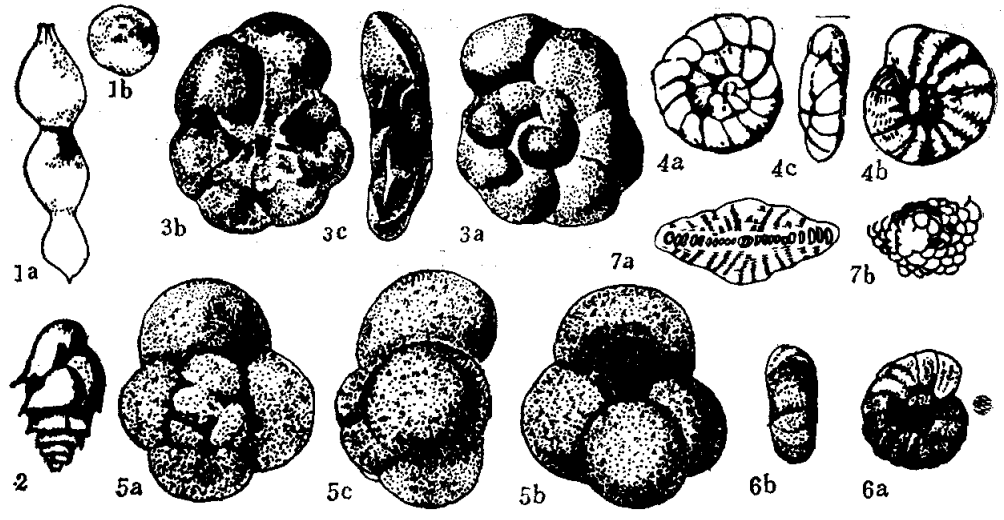


图 6—11　轮虫亚目各主要超科代表属

（转引自杨遵仪、郝诒纯主编，1980）

1—*Nodosaria*（节房虫），1a.侧视，1b.口视，×31。2—*Bliimina*（小泡虫），侧视，放大。3—*Discorbis*（圆盘虫），3a.背视，3b.腹视，3c.壳缘视，×17。4—*Ammonia*（卷转虫）4a.背视，4b.腹视，4c.壳缘视，×15。5—*Globigerina*（抱球虫）5a.背视，5b.腹视，5c.壳缘视，×87。6—*Nonion*（诺宁虫），6a.侧视，6b.壳缘视，×42。7—*Orbitoides*（圆片虫），7a.轴切面，7b.横切面，放大

四、䗴亚目（Fusulinina）

䗴又名纺锤虫，是一类已经绝灭的大型有孔虫，分布于石炭纪至二叠纪。䗴具钙质微粒壳，一般长 5 mm左右，最小不到 1mm，大者可达 30—60 mm。䗴类演化迅速，分布广泛，有重要的生物地层学意义。我国䗴类化石丰富，是主要的产䗴国家之一。

（一）䗴壳形态及构造

1、䗴壳的基本形态及构造

䗴亚目具多房室包旋壳，常呈纺锤形或椭圆形，有时呈圆柱形，少数呈球形、透镜形或晚期壳圈松开。

䗴壳的初房位于壳中央，多为圆形。初房上的圆形开口是细胞质溢出的通道。细胞质不断增长并阶段性地分泌壳质形成壳壁叫旋壁，旋壁围绕一假想轴增长，同时向轴的两端伸展，包裹初房，此轴称为旋轴。旋壁前端向内弯折形成隔壁，两条隔壁之间即为一个窄长的房室。按此方式依次增长形成多房室。旋壁绕旋轴一圈即构成一个壳圈。终室前方的壳壁称为前壁。前壁上不具口孔，而靠壁孔与外界相通（图6—12,1）。

䗴壳隔壁基部中央有一个开口，各隔壁的开口彼此贯通形成通道。通道两侧有次生堆积物，随通道从内到外盘旋的两条隆脊叫旋脊（图 6—12,1、3）。有的䗴类具几个甚至十几个通道，称为复通道（图 6—12,5）。某些高级的䗴类，在隔壁基部有一排小孔，叫列孔，其功效与通道相同。列孔旁侧可形成多条次生堆积物，叫拟旋脊（图 6—12,4、8）。部分旋脊不发育的䗴，沿轴部可有次生钙质物充填，叫轴积（图 6—12,5）。

䗴类具包旋壳，只能在各种切面上进行内部构造的观察和研究。一般主要用下面几种

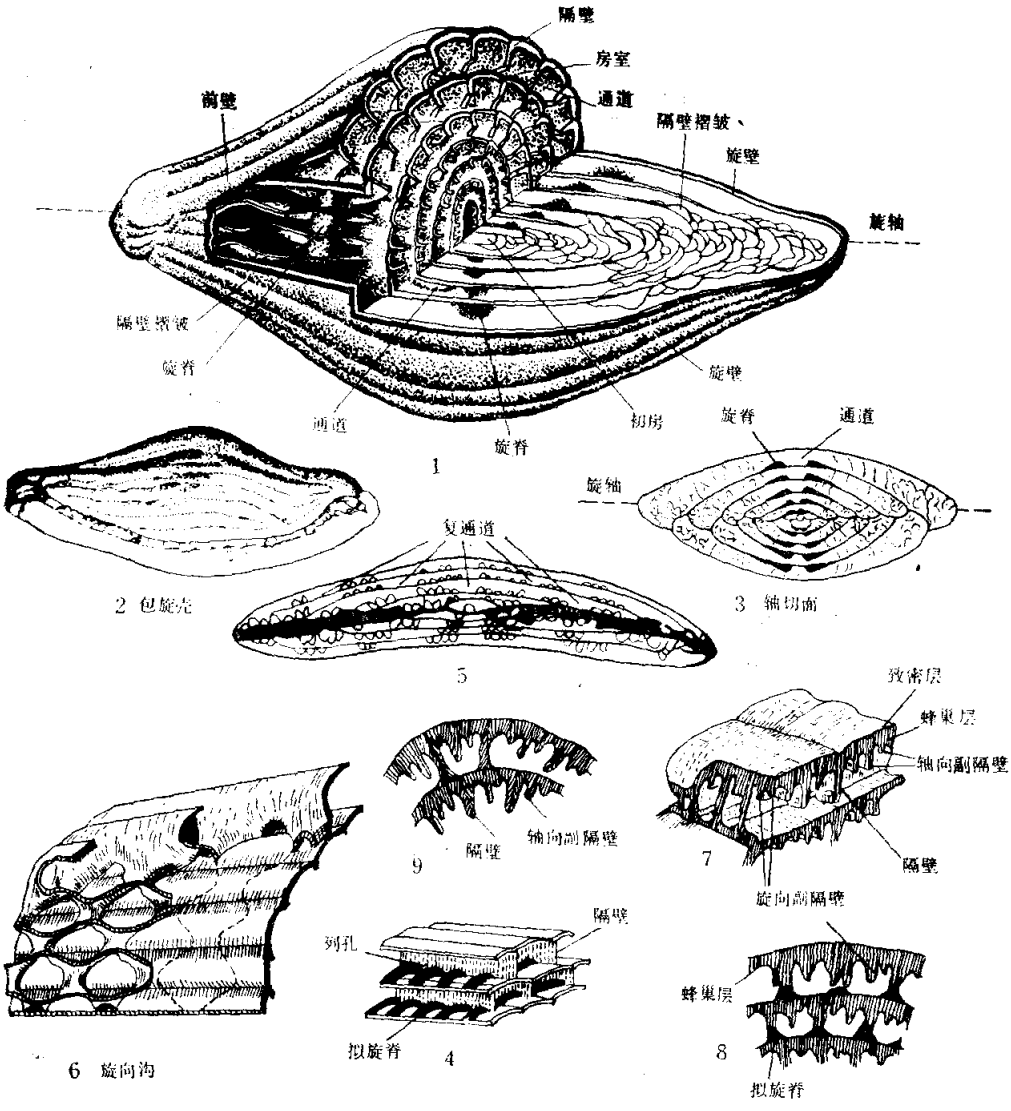


图 6—12 鏟壳构造

（转引自杨遵仪、郝诒纯，1980）

1—壳的剖视图；2—包旋壳；3—轴切面；4—9—内部构造

切面：（1）轴切面：即通过初房平行于旋轴的切面；（2）旋切面：通过初房垂直于旋轴的切面；（3）弦切面：未通过初房，平行于旋轴的切面（图 6—13）。

2．鏟壳构造的变化

（1）壳形的变化：鏟壳形状多样，常以长、宽等指数表示。壳长指平行于轴向上壳的最大长度；壳宽是垂直于轴向上壳的最大宽度。按长宽比例可将鏟壳归为长轴型、等轴型、短轴型三类。

（2）旋壁的变化：鏟壳旋壁具分层结构，由原生壁和次生壁组成。前者包括致密层，透明层及蜂巢层；后者包括内、外疏松层（图 6—14）。

致密层：是一层薄而黑色致密的层，显微镜下呈一条黑线，所有的鏟都具致密层。

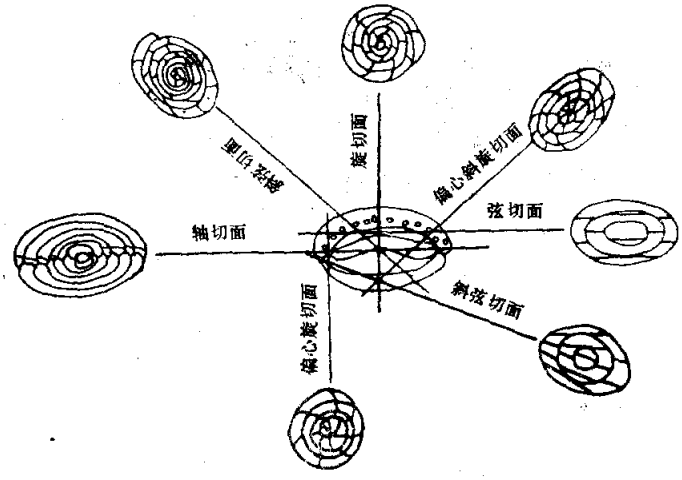


图 6—13 鏟壳切面方向

（引自杨遵仪，郝诒纯，1980）

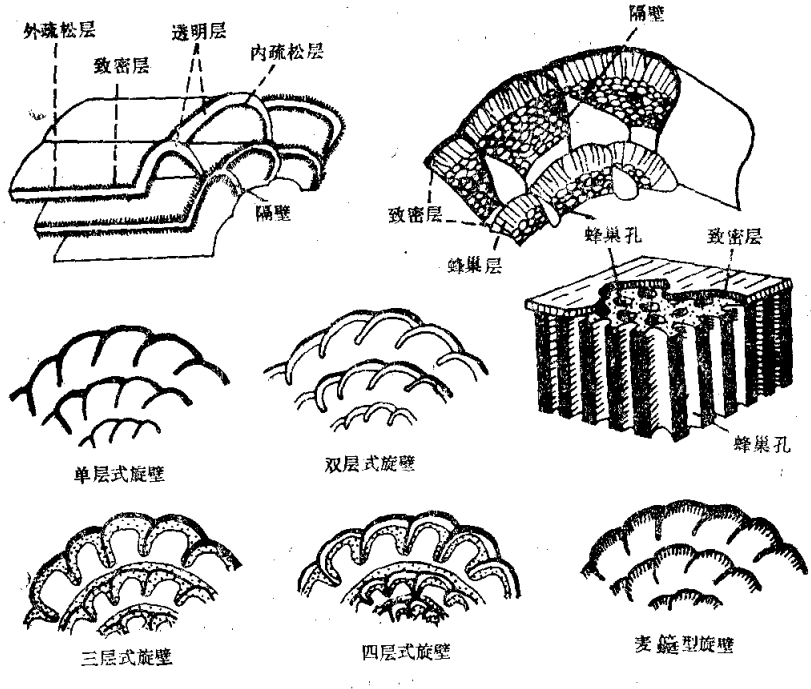


图 6—14 鏟壳旋壁微细构造

（引自杨遵仪，郝诒纯，1980）

透明层：在致密层之内，为一浅色透明的壳质层。

蜂巢层：位于致密层之内，为一较厚而具蜂巢状构造的壳层，在垂直旋壁的切面上呈梳状。

疏松层：通常为不太致密不均一的灰黑色层，附在致密层的表面。位于致密层之外的叫外疏松层，位于壳壁内表面的叫内疏松层。终壳圈的外表面不见外疏松层，说明它们是一种次生堆积。

旋壁结构是鏟分类的重要依据之一。不同鏟类具有不同的旋壁构造，归纳起来可分为以下几种类型（图 6—14）：

① 单层式　旋壁仅由一致密层组成。有些原始鏟类旋壁仅由一层浅灰色的疏松物质组成，称为原始层。

② 双层式　可分两种类型：一是由致密层及透明层组成，称为古纺锤鏟型旋壁，如古纺锤鏟（*Palaeofusulina*）。二是由致密层及蜂巢层组成，称麦鏟型旋壁，如麦鏟（*Triticites*）。

③ 三层式　旋壁由致密层和内、外疏松层组成的称原小纺锤鏟型旋壁，如原小纺锤鏟（*Profusulinella*）。此外，在一些高级鏟类中，旋壁由致密层、蜂巢层及内疏松层组成，称费伯克鏟型旋壁，如费伯克鏟（*Verbeekina*）。

④ 四层式　旋壁由致密层、透明层及内、外疏松层组成，称小纺锤鏟型，如小纺锤鏟（*Fusulinella*）。

（3）隔壁的变化　鏟类隔壁可平直或褶皱。褶皱的隔壁从两端褶皱发展到全面褶皱，隔壁褶皱的强烈程度因属种而异。个别的属相邻隔壁的褶皱相向翘起并彼此接触不达内圈的旋壁，形成一条条垂直旋轴方向的连续通道，这些通道称为旋向沟（图 6—12,6）。

（4）副隔壁　在二叠纪出现的许多鏟中，其蜂巢层局部规则地下延聚集形成比隔壁略短的薄板，叫副隔壁。副隔壁的方向与旋轴平行的叫轴向副隔壁；与旋轴垂直的旋向副隔壁。如新希瓦格鏟（*Neoschwagerina*）具两种副隔壁（图 6—12,7—9）。

（二）鏟亚目的分类

鏟类化石自菲舍尔（Fischer de Waldheim）等于 1829 年建立第一个属以来，目前已有 200 余属及亚属，6000 余种。我国最早研究鏟类的是李四光教授，他的研究成果受到国际地质学界的重视，并为中国鏟类的研究奠定了良好的基础。鏟的系统分类工作是从 1925 年才开始的。日本学者小泽（Ozawa，1925）首先提出鏟的分类。其后不少鏟类研究者相继作了许多工作，提出了各种分类方案，至今未能取得一致意见。但在分类依据上无太大分歧，主要是依据壳的形状、旋壁构造、隔壁性质及各种次生堆积物发育情况等。现将近年来几种分类方案列表介绍于后。

本书基本上采用盛金章等 1988 年在《鏟类》一书中的分类，但将鏟作为亚目。

（三）鏟亚目各科的特征及代表属

1. 纺锤鏟超科（Fusulinacea）　壳包旋，很少露旋。旋壁由致密层、透明层或蜂巢层及疏松层组成。具旋脊及通道。石炭纪至二叠纪。

（1）小泽鏟科（Ozawainellidae）　壳小，多包旋。一般为短轴型，有的为等轴型。旋壁多数为致密层及内、外疏松层的三层式，较进化者为四层式。隔壁平，少数褶皱。旋脊发育或缺失。石炭纪至二叠纪。如透镜形的*Ozawainella*（小泽鏟，图 6—15,1）。

（2）苏伯特鏟科（Schubertellidae）　壳小到中等，旋壁双层（致密层及原始层或透明层）或三层。旋脊小或缺失。中石炭世至二叠纪。如 *Schubertella*（苏伯特鏟，C_2—P_1，图 6—15，2）和 *Palaeofusulina*（古纺锤鏟，P_2，图 6—15,3）。

（3）纺锤鏟科（Fusulinidae）　壳中等到大，一般为纺锤形。旋壁多为四层式，少数三层或双层组成。旋脊明显。中石炭世至二叠纪。如：*Fusulina*（纺锤鏟）和 *Fusulinella*（小纺锤鏟，C_2，图 6—15，4、5）。而 *Profusulinella*（原小纺锤鏟）的旋壁由三层组成

表 6—3 蠕的几种分类方案

罗佐夫斯卡娅（苏） 1969	洛布利奇和塔潘（美） 1988	盛金章、张遴信、王建华 1988
蠕　　目	蠕　超　科	蠕　　目
纺锤蠕超科	洛布利奇蠕科（包括三个亚科）	纺锤蠕超科
洛布里奇蠕科	小泽蠕科	小泽蠕科
小泽蠕科	小泽蠕亚科	小泽蠕亚科
小泽蠕亚科	假史塔夫蠕亚科	假史塔夫蠕亚科
假史塔夫蠕亚科	苏伯特蠕科	拟拉且尔蠕亚科
苏伯特蠕科	苏伯特蠕亚科	苏伯特蠕科
苏伯特蠕亚科	布尔顿蠕亚科	苏伯特蠕亚科
布尔顿蠕亚科	纺锤蠕科	布尔顿蠕亚科
纺锤蠕科	小纺锤蠕亚科	纺锤蠕科
小纺锤蠕亚科	纺锤蠕亚科	小纺锤蠕亚科
纺锤蠕亚科	魏特肯蠕亚科	始纺锤蠕亚科
始纺锤蠕亚科	希瓦格蠕科	史塔夫蠕亚科
希瓦格蠕科	复通道蠕亚科	纺锤蠕亚科
希瓦格蠕亚科	朱森蠕亚科	希瓦格蠕科
假纺锤蠕亚科	希瓦格蠕亚科	希瓦格蠕亚科
复通道蠕亚科	琵琶蠕亚科	假希瓦格蠕亚科
费伯克蠕超科	假希瓦格蠕亚科	复通道蠕亚科
史塔夫蠕科	史塔夫蠕科	费伯克蠕超科
费伯克蠕科	费伯克蠕科	费伯克蠕科
费伯克蠕亚科	费伯克蠕亚科	费伯克蠕亚科
米斯蠕亚科	米斯蠕亚科	米斯蠕亚科
新希瓦格蠕科	假桶蠕亚科	卡勒蠕亚科
新希瓦格蠕亚科	卡勒蠕亚科	陈氏蠕亚科
苏门答腊蠕亚科	新希瓦格蠕科	新希瓦格蠕科
？泰国蠕亚科	新希瓦格蠕亚科	新希瓦格蠕亚科
	苏门答腊蠕亚科	苏门答腊蠕亚科
	泰国蠕亚科	
2超科，8科，15亚科	8科，21亚科	2超科，6科，18亚科

（C_2，图 6—15，6）。

（4）希瓦格蠕科（Schwagerinidae） 壳中等到巨大，旋壁由致密层及蜂巢层组成，隔壁褶皱由弱到强，旋脊有或无。晚石炭世至二叠纪。本科中较原始的类型如 *Triticites*（麦蠕，C_3，图 6—15，7）。较进化者如 *Schwagerina*（希瓦格蠕，C_3—P_1，图 6—15，8）。假希瓦格蠕亚科的壳纺锤形至球形，壳圈包旋内紧外松，隔壁褶皱弱。如 *Pseudoschwagerina*（假希瓦格蠕，C_3，图 6—15，9）。

2．费伯克蠕超科（Verbeekinacea） 壳包旋，旋壁由致密层、蜂巢层组成，有时具内疏松层。隔壁平直，具拟旋脊或兼有副隔壁。二叠纪。

（1）费伯克蠕科（Verbeekinidae） 壳一般较大，粗纺锤形至球形，隔壁平，具拟旋脊。二叠纪。如 *Verbeekina*（费伯克蠕，P_1，图 6—16，1）。而 *Misellina*（米斯蠕）则拟旋脊发育完善（P_1，图 6—16，2）。

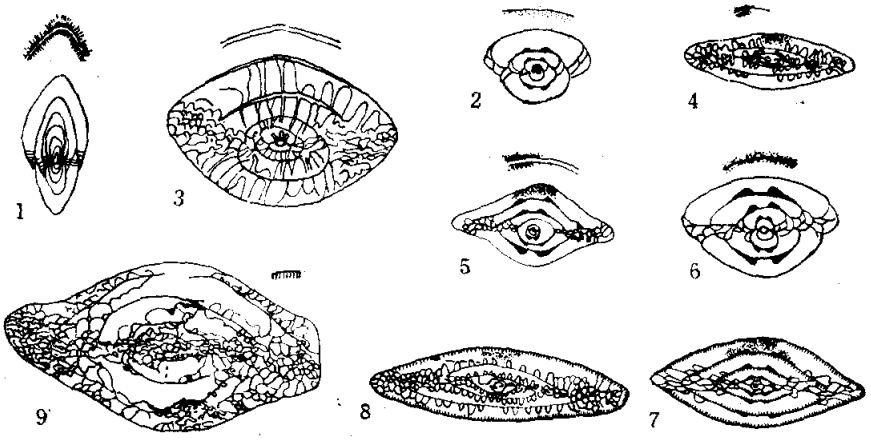


图 6—15　纺锤蜒超科的代表属

1—*Ozawainella*（小泽蜒），轴切面，×32；2—*Schubertella*（苏伯特蜒），轴切面，×13；3—*Palaeofusulina*（古纺锤蜒）轴切面，×15；4—*Fusulina*（纺锤蜒），轴切面，×5；5—*Fusulinella*（小纺锤蜒）轴切面，×10；6—*Profusulinella*（原小纺锤蜒），轴切面，×13；7—*Triticites*（麦蜒），轴切面，×5；8—*Schwagerina*（希瓦格蜒），轴切面，×5。9—*Pseudoschwagerina*（假希瓦格蜒），轴切面，×5

（2）新希瓦格蜒科（Neoschwagerinidae）　壳中等到大、副隔壁发育，具拟旋脊，早二叠世。如 *Neoschwagerina*（新希瓦格蜒，P_1^1，图 6—16，4）。

苏门答腊蜒亚科的代表其副隔壁规则，下端固结加厚呈钟摆状。如 *Sumatrina*（苏门答腊蜒，P_1^2，图 6—16，3）。

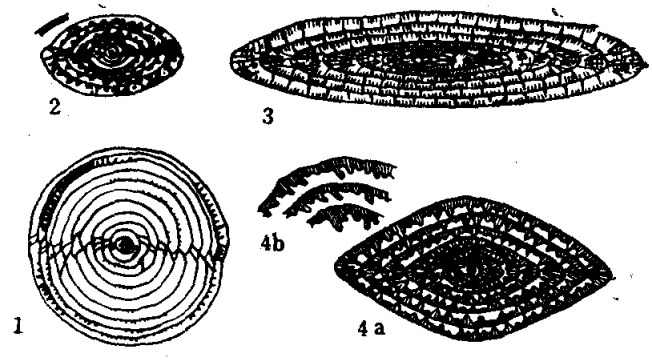


图 6—16　费伯克蜒超科的代表属

1—*Verbeekina*（费伯克蜒），轴切面，×5；2—*Misellina*（米斯蜒），轴切面，放大；3—*Sumatrina*（苏门答腊蜒），轴切面，×5；4—*Neoschwagerina*（新希瓦格蜒），4a.轴切面，×6，4b.示副隔壁

（四）蜒类的演化

蜒类自早石炭世后期出现至二叠纪末期绝灭。在这段不太长的地质历程中，蜒壳构造却发生了迅速而有规律的变化。这对于研究蜒类的演化提供了有利的条件。现将蜒壳一些主要演化趋向归纳如下（图 6—17）。

（1）壳体不断增长　低级蜒类的壳微小，壳径不到 1mm，如早石炭世晚期出现的 *Eostaffella*。而绝大多数高度发展的蜒类都比较大，如早二叠世的 *Parafusulina*，它们比低级类型的体积可大几十倍。但二叠纪晚期也发育一些壳小的特殊类型如 *Reichelina*。

随着壳体由小变大的同时，也由短轴型如凸镜形、盘形变为等轴或长轴型如球形、纺锤形、圆柱形等。

（2）旋壁构造复杂化　旋壁构造的变化是蜒类演变中极为重要而明显的现象。原始的 *Eostaffella* 的旋壁由未分化的单层式构成，以后的蜒类渐变为三层式，如小泽蜒科的一些代表；进一步发展成四层式，如中石炭世纺锤蜒科的代表。旋壁构造中蜂巢层

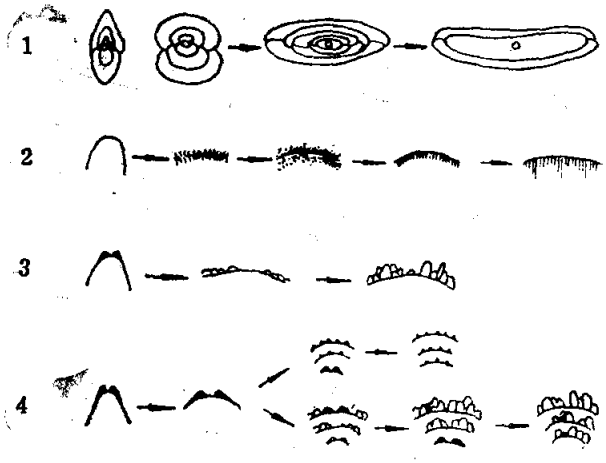


图 16—17 䗴的演化趋向

（引自盛金章、陶南生，1959）

1—壳形变化；2—旋壁的复杂化；3—隔壁褶皱增强；4—旋脊及拟旋脊的变化

的出现是䗴类演化中一个重要转变，它们起到加固壳壁的作用，这可能是䗴类自晚石炭世开始大量发展的重要原因之一。副隔壁的出现又是䗴壳加固的另一种新的形式，早二叠世后期，演变出新希瓦格䗴科的许多代表。

（3）隔壁和旋脊变化　是䗴类演化的一个重要方向。较原始䗴类隔壁平直旋脊发育，随之出现两极褶皱，进而变为全部强烈褶皱，同时旋脊也随之减弱，乃至消失，这是纺锤䗴超科中的演变特征。另一部分䗴类在演变过程中隔壁不发生褶皱，其进化类型发育拟旋脊、副隔壁，这是费伯克䗴超科的演变特征，说明它们与前者不是一个演化系列。

（五）䗴类的生物地层分带

䗴类最早出现于早石炭世晚期，早二叠世达到极盛，晚二叠世开始衰退，至二叠纪末全部绝灭。䗴类分布时限短，演化迅速，地理分布广泛，是划分对比地层很好的标准化石。更因其形体小、数量多，在石炭二叠纪地层的研究中已成为十分重要的化石门类。

我国䗴类化石十分丰富，䗴类化石带发育最为完整。近年各地区分别建立了相应的䗴

表 6—4　我国䗴类分带

二叠系	上统	长兴阶	*Palaeofusulina* 带 { *Palaeofusulina sinensis* 亚带；*Gallowayinella—Palaeofusulina minima* 亚带
		吴家坪阶	*Codonofusiella* 带
	下统	茅口阶	*Yabeina—Neomisellina*（＝*Metadoliolina*）带 *Neoschwagerina* 带
		栖霞阶	*Parafusulina—Cancellina* 带（相当于*Monodiexodina* 带） *Misellina claudiae* 带
石炭系	上统	马平阶	*Robustoschwagerina schellwieni* 带（相当于*Staffella* 带） *Sphaeroschwagerina*（＝*Pseudoschwagerina*）带 *Triticites* 带 *Montiparus* 带
	中统	威宁阶	*Fusulina—Fusulinella* 带 *Profusulinella* 带 *Pseudostaffella* 带
	下统	大塘阶	*Eostaffella hohsiersica* 带或 *Eostaffella* 带
		岩关阶	

类化石带。盛金章等（1988）在《鏟类》一书中对我国石炭纪至二叠纪鏟类归纳了十四个带（表6--4）。

五、有孔虫的地史分布

有孔虫从寒武纪出现到现代，其总的演变趋势是日益繁盛，整个发展过程中形成了几个高潮，如古生代石炭纪至二叠纪，中生代的白垩纪及新生代的始新世和中新世，到现代又是有孔虫的一个繁盛时期。（图 6—18）。

寒武、奥陶纪的有孔虫个体微小，壳质脆弱、构造简单，全是一些单房室壳，它们属于奇杆虫亚目及串珠虫亚目的一些原始类型。钙质壳有孔虫最早的可靠代表出现于奥陶纪，属于内卷虫亚目。志留纪有孔虫有了进一步发展，以胶结壳有孔虫较多，但仍未占重要地位。泥盆纪时胶结壳有孔虫出现了不少新的种类，钙质微粒状壳有孔虫以内卷虫亚目的代表为主。

石炭、二叠纪是有孔虫的第一个繁盛时期。石炭纪有孔虫动物群的主要特点是鏟类的出现，并得到极其迅速的发展，具有十分重要的地层意义；胶结壳及钙质壳有孔虫大幅度发展，似瓷质壳有孔虫也在早石炭世出现。早二叠世鏟类发展到极盛，但到二叠纪末绝灭。内卷虫亚目除个别科的代表延到三叠纪外，其余全部于二叠纪末绝灭。此外钙质微孔壳的轮虫亚目于中石炭世已经出现，如 *Nodosaria*。

中生代的有孔虫以轮虫亚目占优势，具钙质透明微孔壳的有孔虫，在三叠纪的有孔虫中占主要地位。侏罗纪时，有孔虫进化史上一件大事是浮游有孔虫的出现。

白垩纪是有孔虫在地史上的第二个繁盛时期，新生代的有孔虫类别，大约有 1/4 从白垩纪已开始出现，其中大多始于晚白垩世。此时形成许多仅存于白垩纪的标准类群，尤其是浮游有孔虫，成为划分对比白垩纪海相地层的重要依据。白垩纪有孔虫在数量上也是十

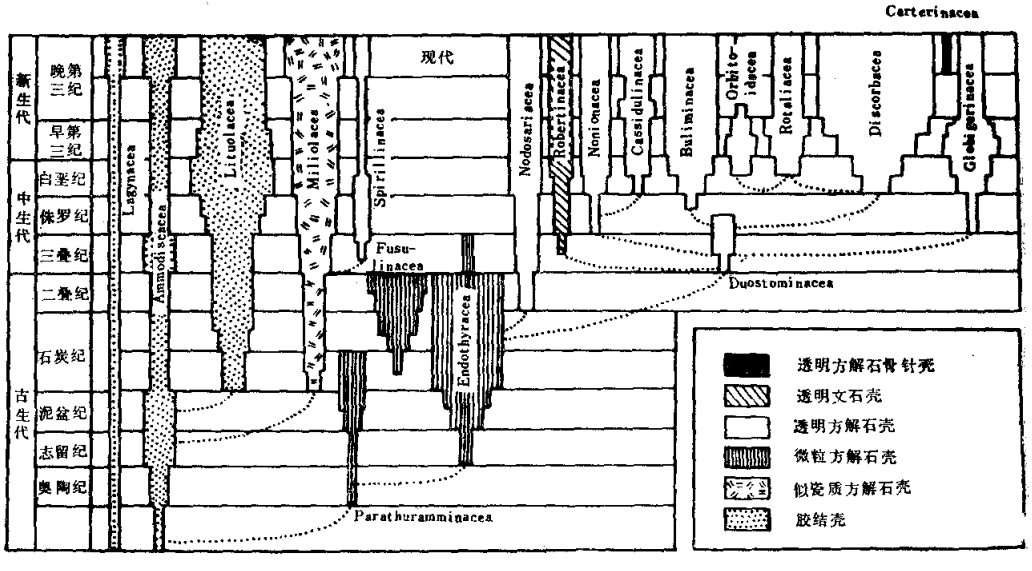


图 6—18 有孔虫各超科的时代分布及相互关系

棒带宽度表示该超科包括科的数量多少

（引自M. D. Brasier, 1980）

分丰富的，是重要的造岩生物。

新生代的有孔虫仍以轮虫亚目占绝对优势，且有了进一步发展，其中浮游类型的变化最为明显，许多老的科属绝灭，新的类型兴起，为划分白垩纪及第三纪海相地层提供了重要依据。大有孔虫则以轮虫超科的货币虫类为主，还有蜂巢虫科等延续到始新世。始新世是第三纪有孔虫的极盛时期。浮游有孔虫中出现了一些仅限于始新世的标准类型。底栖大有孔虫在许多地区成为造岩生物，形成货币虫灰岩、蜂巢虫灰岩等。底栖小有孔虫也出现了很多新类型。渐新世的有孔虫比始新世稍为逊色。原有的许多重要的浮游类型开始绝灭。晚第三纪的有孔虫基本上具备了现代有孔虫动物群的面貌。中新世为有孔虫发展的又一个高潮。这时某些大有孔虫居于突出地位，货币虫科的某些属仍很重要；蜂巢虫科一些属极为繁盛；底栖小有孔虫也出现了一些新的类型。

由于有孔虫中某些属种的分布时代短、演变迅速，成为重要的标准化石。尤其是它们体形小、数量多，在钻井岩心和海底取样中比较易于获得完整而大量的化石。所以有孔虫在含油地区井下海相地层划分对比和海洋地质研究等方面发挥了巨大作用。

六、有孔虫的生态

现代有孔虫可以生长在各种性质的水体中，但以海洋环境为主。有孔虫按其生活习性分为底栖和漂浮两种类型。营漂浮生活的有孔虫多具薄壳和球形房室、壳体膨鼓，微孔粗壳刺发育。底栖有孔虫大多游移水底；少数固着生活；有的生活在沉积物表面之下，可深达 200mm。有孔虫是一种杂食生物，它们吃细菌、藻类及微小生物，在食物资源丰富的地带得以大量繁殖。

有孔虫的发育和分布在很大程度上受到海洋中物理化学因素和生物因素的影响。它们与其生活环境诸因素相互适应，这就显示了它们作为环境标志的价值。现将几种主要环境因素分述如下。

1．有孔虫对海水温度的适应：

温度是控制有孔虫发育的主要因素，对浮游有孔虫的影响尤为明显。根据有孔虫对海水温度适应的能力，可有广温性和窄温性有孔虫之分。广温性类型对温度变化适应力强，如 *Ammonia beccarii*（毕克卷转虫）在水温 10℃—35℃之间都能生存（图 6—19）。窄温性类型对温度变化的适应力差，其中大部分只喜欢暖水环境称暖水种，如大多数浮游有孔虫；而偏喜冷水环境的则称冷水种，如 *Buccella frigida*（冷水面颊虫）。目前，已划分出三个适应不同温度的浮游有孔虫动物群：即冷水动物群，温水动物群和暖水动物群。

2．有孔虫对海水盐度的适应：

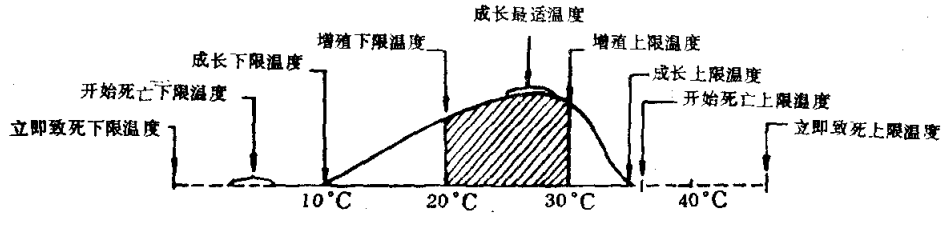


图 6—19 *Ammonia beccarii* 的生存温度条件

（转引自杨遵仪，郝诒纯，1980）

各类有孔虫对海水含盐度变化的适应能力不同，因而有广盐性分子和窄盐性分子之分。大多数有孔虫适宜于正常海水，其最适宜的盐度为33—36‰。上述毕克卷转虫在盐度20—40‰的水中可以正常繁殖，盐度为7—67‰仍可生存，是一种典型的广盐性分子。

一般说来，海水中不同盐度的地带则有不同的有孔虫组合。如我国长江口现代沉积中可分为淡水湖泊、长江主河床、三角洲前缘、杭州湾、浅海等五个有孔虫组合，各组合有孔虫的面貌不同（图6—20）。

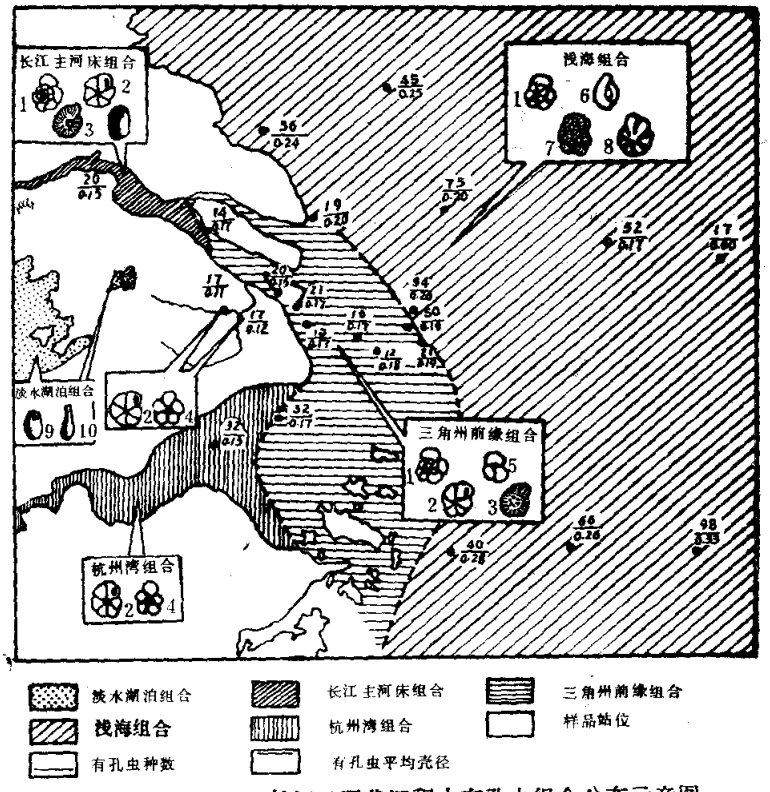


图 6—20 长江口现代沉积中有孔虫组合分布示意图

（引自汪品先等，1975）

1—暖水卷转虫（*Ammonia tepida*）；2—奈良小上口虫（*Epistominella naraensis*）；3—先希望虫（*Protelphidium*）；4—凸背卷转虫（*Ammonia convexidorsa*）；5—抱球虫科（*Globigerinidae*）；6—粟米虫科（*Miliolidae*）；7—胶结壳有孔虫；8—希望虫（*Elphidium*）

3．有孔虫对海水深度的适应：

海水深度的变化引起各种环境因素的变化，对有孔虫的影响也十分明显。在广海沉积中浮游有孔虫随水深度加大而增多。底栖有孔虫随海水深度变化而形成分带现象。如我国东海由滨海地带到海槽随水深度加大可明显地分出五个底栖有孔虫组合。各组合在底栖有孔虫丰度、浮游有孔虫所占比例方面都各不相同（表6—5）。

4．底质性质对有孔虫的影响：

底质性质主要对底栖有孔虫的丰度、多样度、生活方式和壳体形状有较明显的影响。碳酸盐沉积、粉砂和泥的底质常常富含有机质碎屑，可以养育丰富的有孔虫居群。它们大多壳薄而纤长；在粗糙基底生活的有孔虫可能具较厚的壳和粗强的壳饰。胶结壳和瓷质壳

表 6—5 我国东海底栖有孔虫的深度分带

	河口	内陆棚	中陆棚	外陆棚	陆坡	海槽
水深（m）	<20	<50	50—100	100—150	150—700	700—2000
组合	凸背卷转虫-暖水卷转虫组合		科契箭头虫-压扁卷转虫组合	假楼串球虫-珍珠面包虫组合	小盔虫-盔球虫组合	葡萄虫-小泡虫组合*
标本个数/1克沉积物	<20	<200	$n\times10^2$	$n\times10^2$—$n\times10^3$	$n\times10^3$ ——	$n\times10^4$
浮游类比例	10—20%	<30%	30—70%	70—90%	>90%	95%

注：此表据汪品先等，1980。*根据近年对冲绳海槽研究成果修改

类型在有孔虫组合中所占比例与底质性质有某些联系，如据南海北部资料分析，当沉积物中碳酸钙含量较底（1.44%）时，有孔虫组合中以胶结壳为主，可达总数的92.8%；当碳酸钙含量增大到21.72%，胶结壳则减少到8.5%（表6—6）。

表 6—6 我国南海北部各类底栖有孔虫与基底性质的关系

（据郑执中、郑守仪，1964）

站号			01	02	03	04	05	06	07	08
有孔虫总数（个/50g）			30	1810	4851	11530	18540	26260	91400	105000
含量百分比（%）	浮游有孔虫		0	0.1	4.0	5.9	25.8	73.2	88.6	99.6
	底栖有孔虫	钙质微孔壳	7.2	41.6	48.0	76.2	34.0	12.2	7.9	0.3
		瓷质壳	0	15.0	24.6	12.8	8.4	6.1	1.8	0.1
		胶结壳	92.8	43.3	22.8	5.1	31.8	8.5	2.6	0.1
沉积物类型			粉砂质粘土软泥	细粉砂	粗砂	中砂	细砂	细砂	细砂	粉砂质粘土软泥
沉积物中 $CaCO_3$ 含量（%）			1.44	2.46	4.75	13.27	11.49	21.72	—	24.10

此外浮游有孔虫和颗石是抱球虫软泥的主要组分，占了海洋中现代碳酸盐沉积物的80%以上。现在这种软泥主要堆积在北纬50°到南纬50°，水深约200—500m之间。

对现生有孔虫生态研究所得出的一般规律，运用“将今论古”的原理加深了我们对有孔虫古生态的了解，从而为研究古沉积环境、古气候、古地理提供可靠的依据。例如从底栖有孔虫的分布可以推测古海盆的深度变化及海岸线的位置；根据某些广盐性有孔虫组合的发育情况确定古河口和泻湖的存在；研究浮游有孔虫各动物群的水平分布规律，可以阐明古海洋的温度分带。研究它们在剖面中垂向分布规律有助于分析该区古地理的变迁、古气候的变化和海盆发展历史。必须指出，再造古地理、古气候是一项非常复杂而细致的工作。除对化石本身进行详细研究外，同时也要对其他有关材料进行综合分析相互印证，有时还应考虑到生物本身在不同时期的生态变异，方能得出正确的结论。

第七章　海绵动物门*(Spongia)

一、一般特征

海绵动物因体壁具有许多小孔，又名多孔动物，它是最原始最低等的水生多细胞动物。其细胞虽已开始分化，但未形成组织和器官，没有真正的胚层，属二层细胞动物。

海绵动物多为群体，少量单体，其外形变化较大，群体常呈树枝状、块状、片状或不规则状。单体一般为高脚杯形、瓶形、球形或圆柱形（图7—1）。海绵体大小不一，小者数毫米，大者可达2米。

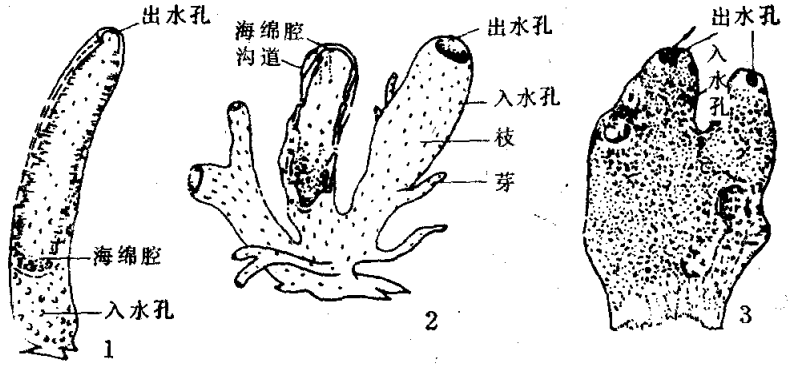


图 7—1　海绵动物外形

（1—2据Rigby, 1987；3据Laubefels等，1955）

1—单体；2—枝状群体；3—块状群体

海绵体内有一中空的中央腔，或称海绵腔。腔的顶端有一出水孔，水从体表的入水孔经体壁进入海绵腔，又经出水孔排出体外，藉以完成呼吸、获食、排泄等生理活动。

海绵动物的体壁由两层细胞构成，其间为中胶层（图7—2）。一是扁细胞层，由扁平细胞连接而成，位于体表或中央腔内，司保护作用。在扁平细胞之间还穿插有"孔细胞"，能收缩或关闭以调节水流入量。另一层是襟细胞（或称领细胞）层，由具鞭毛的襟细胞组成，位于体壁内面，围成中央腔或鞭毛室，具激动水流、摄食和消化的作用。中胶层是胶状物质，内含多种游离的变形细胞，有的能分泌骨骼称造骨细胞，有进行繁殖的生殖细胞，有分泌海绵质纤维的海绵质细胞。

海绵动物具特有的贯穿体壁的许多沟道，以供水流出入，称水道系统（或水沟系），水沟系简单或复杂；基本类型有三种（图7—3）：（1）单沟型，水自入水孔流入海绵腔，经出水孔排出体外。由襟细胞组成海绵腔的内壁，为简单类型；（2）双沟型，较复杂，相当

---

* 或称多孔动物门（Porifera）。

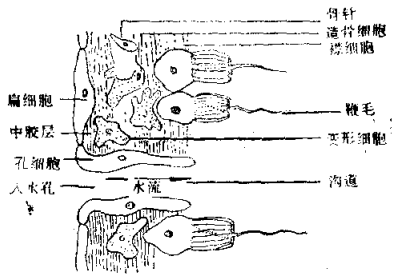


图 7—2 海绵体壁纵剖面图
（据 Rigby, 1987）

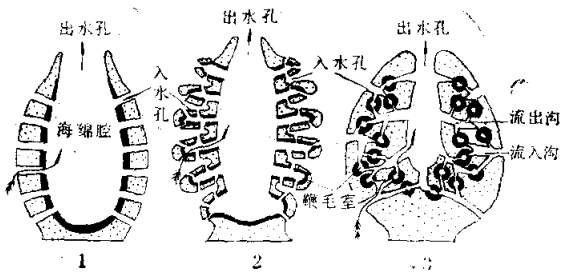


图 7—3 海绵动物水道系统
1—单沟型；2—双沟型；3—复沟型
（据 Lehmann and Hillmer, 1983）

于单沟型的体壁凹凸折叠而成。襟细胞在鞭毛室的壁上，水流由入水孔经鞭毛室到海绵腔，再从出水孔排出；（3）复沟型，最为复杂，管道分叉多，中胶层内有具襟细胞的鞭毛室，水流经过入水孔、流入沟、鞭毛室、流出沟到达海绵腔。绝大多数海绵属复沟型。从以上三种水道系统可看出，海绵动物的进化由简单到复杂，即由单沟型到双沟型，再发展到复沟型，其襟细胞数目逐渐增多，这就相应增加了水流通过海绵体的速度和流量，扩大了摄食面积，可获取更多的食物和氧气。

海绵生殖方式有无性生殖和有性生殖两种，无性生殖自母体产出芽体，芽体通常不脱离母体而形成群体。有性生殖由受精卵发育成幼虫，经出水孔排出体外，在水中漂浮一段时间后，沉落水底定居发育成新个体。

海绵动物的结构、机能显示出它的原始性，它可能是由原始的群体原生动物演变而来。在胚胎发育中，海绵又与其它多细胞动物不同，有逆转现象（囊胚内陷方向与其它多细胞动物相反），加之又有水道系统、襟细胞、孔细胞、骨针等其它多细胞动物所没有的特征，而且它没有发展出任何其它类别的多细胞动物，代表生物演化上一个孤立的侧支，故又称侧生动物（Parazoans），以区别于其它真后生动物（Eumetazoans）。

二、骨骼形态

海绵的骨骼由中胶层造骨细胞分泌而成，主要呈骨针或骨丝两种形态。骨丝（海绵丝）是一种有机质的丝状骨骼，易腐烂而不易保存成化石，可单独存在或连接骨针。

骨针为针状、刺状小骨骼，成分为钙质或硅质，通常位于海绵内以支撑身体，也有突出于体外者。骨针或相接、或互相穿插形成骨架、或分散。成骨架者保存成化石后，可保持原海绵体的外形。骨针按其大小，又可分为大骨针和小骨针两类（图 7—4、5）。大骨针长度一般大于 100 μm，通常所见化石多属大骨针。小骨针长度介于 10—100 μm 之间。

描述骨针形态常用“轴”“射”两词，“轴”指骨针数目，大骨针一般可分为单轴针、双轴针、三轴针及四轴针四种。“射”指骨针自中心向外放射的方向，即尖端的方向。单轴针可分为单轴单射针和双射单轴针；双轴针常为四射；三轴针有三射、四射、五射和六射；四轴针一般为四射和八射；有的骨针为多轴多射（图 7—5）。骨针表面一般光滑，但某些硅质骨针具瘤、节、刺或末端分叉或呈不规则形状。

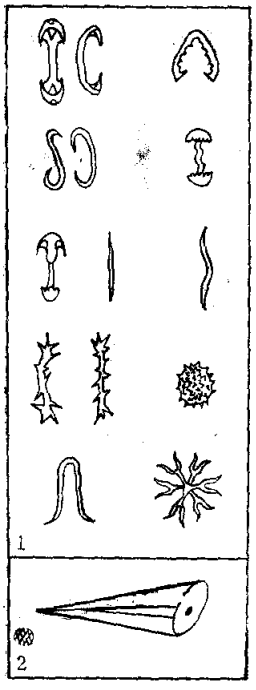


图 7—4 大骨针碎片和小骨针形态
（据 Rigby, 1987）

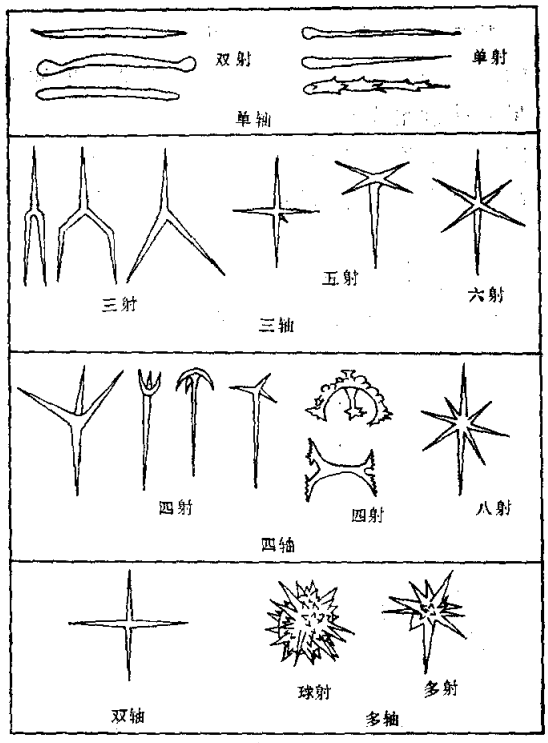


图 7—5 大骨针形态
（据 Rigby, 1987）

三、分　　类

海绵动物门的分类主要根据骨骼性质和成分，但各家分类不一。本书采用 Reid (1979) 的分类，共分为四个纲，各纲特征如下：

（一）钙质海绵纲（Calcarea）

形体较小，单体或群体。钙质骨针，有双射、三射和四射，分散或互相连接。三射针“Y”形、“T”形或音叉形，并多连接成网格状，保持动物体原来的形态。水沟系以双沟型为主，少数为单沟型或复沟型。全部海生，生活于潮间带至浅海。化石较少。寒武纪至现代。化石代表如石炭—三叠纪的 *Amblysiphonella*（钝管海绵）（图7—6,1）。

（二）普通海绵纲（Demospongia）

形体较大，形态多样，硅质骨针，单轴或四轴。多数大骨针为单轴针或四射针，常见的 *Cliona*（穿贝海绵）为单轴针，*Archaeoscyphia*（古钵海绵）为四轴四射针（图 7—6, 2）。有的大骨针为三射或多于四射，但多不超过六射。许多种网形针互相胶结成骨架。有的仅具骨丝，如 *Euspongia*（浴海绵）。有的骨针和骨丝兼而有之，也有少数原始种类不具骨骼，如粘液海绵。本纲海绵的水沟系为复沟型。除少数类型属淡水海绵外，多数是海生动物。化石较多。寒武纪至现代。

（三）六射海绵纲（Hexactinellida），也称玻璃海绵纲（Hyalospongea）

形体大，骨骼全由硅质骨针组成，无骨丝。大骨针为互成直角的六射针，如 *Hydno-*

ceras（块角海绵）（图 7—6,4）和 *Protospongia*（原始海绵）（图 7—6，3）。水沟系为简单的复沟型，鞭毛室大。某些古生代种类为单沟型。全为海生，多生活于较深海中。化石较多。早寒武世至现代。

（四）异射海绵纲（Heteractinellida）

骨针成分不明，形态特殊，主要为大型多射骨针，基本类型有：伞形骨针，如*Cha-*

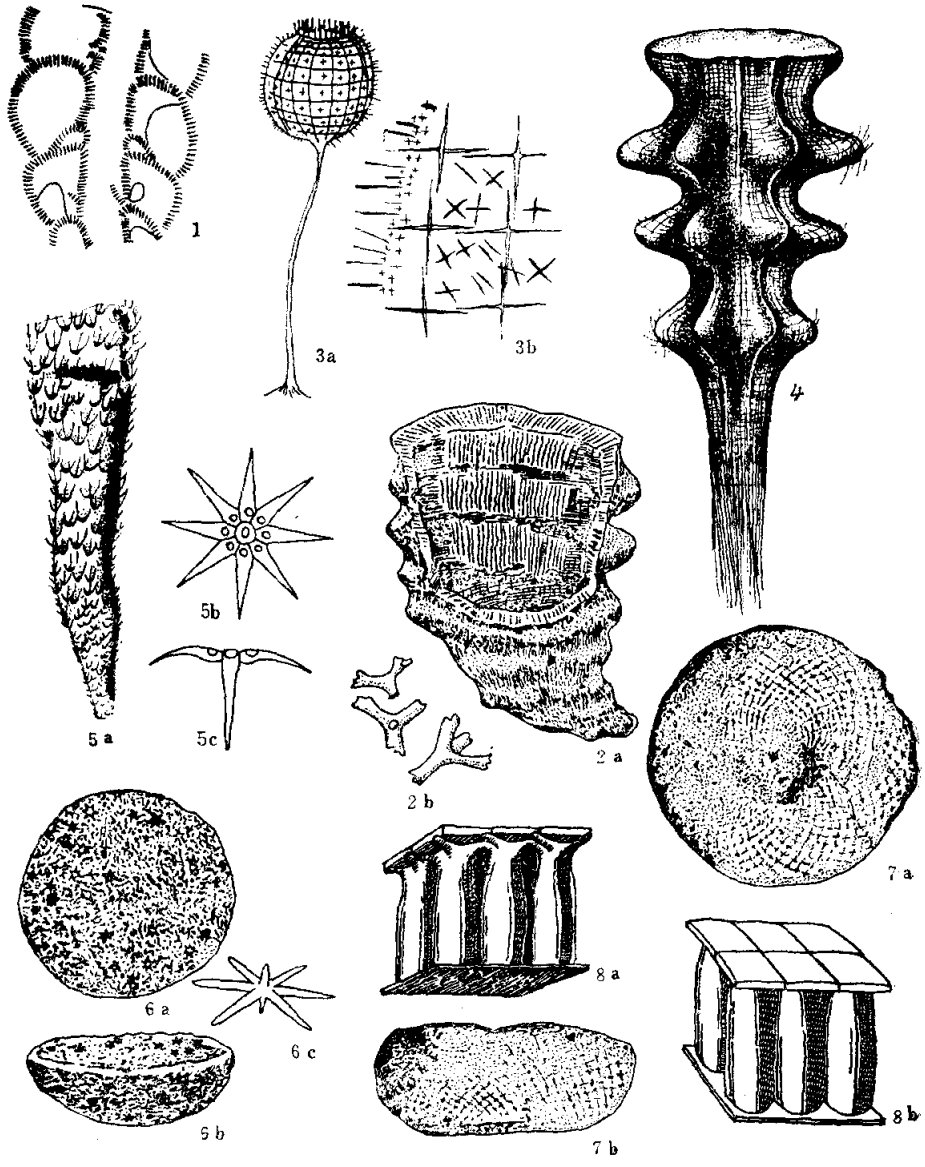


图 7—6　海绵动物各纲化石代表

1—钙质海绵纲 *Amblysiphonella barroisi* Steinmann 纵断面，×1，P；2—普通海绵纲 *Archaeoscyphia minganensis*(Billings)，2 a. 外形(部分切去)，侧视，×0.4，2 b. 骨针，×38，O；3—4—六射海绵纲；3—*Protospongia erixo* Walcott，3 a.外形，×0.7；3 b.骨针，×1，ϵ；4—*Hydnoceras tuberosum* Comrad，内核，×2，D；5—6—异射海绵纲：5—*Chancelloria*，5 a.*Chancelloria eros* Walcott，外形，×1.3，ϵ_2，5 b—5 c. *Chancelloria* 的伞状骨针；6—*Astraeospongium meniscus* Roemer，6 a.底视，6 b.侧顶视，×0.7，6 c. 骨针，S；7—8—托盘石类：7—*Receptaculites cheni* 的底视、侧视，×2/3，S；8—*Receptaculites* 部分骨骼示意图，8 a.斜下视，8 b.斜上视

ncelloria（张腔海绵）（图7—6,5）；轮状骨针；星状或花瓣状骨针，如 *Astraeospongium*（星海绵）（图7—6,6）。本纲化石自早寒武世至中三叠世。

（五）分类位置不明的托盘类或称葵盘石类（Receptaculitida）

骨骼钙质，盘形，轴部中央内凹。壁分两层，外壁由菱形或六边形小板螺旋状紧密排列而成。每块板的中央向内伸出一针杆，针杆外端常具十字形短针，菱形外板即覆盖其上，针杆另一端（内端）也具有多根短针或膨大成板状，并互相融合成内壁。壁上具孔，如 *Receptaculites*（托盘石属）（图7—6,7、8）。

托盘类的针杆及其外端的十字形短针被认为是有一射已退化的六射针，并具中孔的中央腔，体壁又具孔，据此将其归入海绵动物。但有人认为不是海绵动物，可能是原生动物一个特异的侧支。也有人认为是钙藻化石，将其归入鳞甲纲（Squamiferida）。托盘类化石约有十余属，分布于世界各地的奥陶纪至泥盆纪。我国发现于四川的志留系及广西桂林和湖南中部的上泥盆统。

四、生态及地史分布

现代海绵动物除普通海绵纲的 Spongillidae 科生活在淡水中外，其它都生活在海洋里。钙质海绵动物主要生活在水深小于100m的范围之内，但从滨海至深水（最深2195m）都有分布。海生普通海绵动物分布于滨海至半深海。六射海绵动物主要生活于大陆斜坡及其以下的深海底，少数发现于90m至200m水深的范围内。在南极水层之下的六射海绵生活于较浅水域。

现代海绵可在各种纬度出现。普通海绵主要出现于温暖海洋，少数可出现在高纬度海域。六射海绵集中于亚热带和热带区域，少数出现于南极洋附近。钙质海绵生活于温热的海域。

海绵动物固着在坚硬的海底上生活，它们不能忍受粉砂的覆盖，主要分布在海水弱动荡到中等动荡、沉积缓慢的地区。生活在淡水中海绵的骨针（硅质）大多呈锚型和双锚型。

海绵动物的形态、骨针类型可以作为推测水深、温度、水质、盐度、能量的标志（表7—1）。

表 7—1 海绵动物形态和骨针与环境因素的关系

（据刘宝珺等，1985）

形态	能量	水深	水质	骨针	水深	盐度
壳状	高	5—10m	清水	普通海绵骨针	浅—深	淡水—咸水
杯状	低	10—20m	清水	钙质海绵骨针	浅水	正常海水
伞状	中	5—10m	混浊水	硅质海绵骨针	浅水	正常海水

海绵动物化石据统计约有1000余属，它们在前寒武纪即已开始出现，但数量不多，如非洲刚果前寒武纪地层中有保存不好的钙质海绵化石。原苏联卡累利阿和叶尼塞山的中元古代地层中找到过硅质单轴海绵骨针化石。我国南方震旦系陡山沱组中有 *Protospongia*。寒武纪海绵动物出现了三个纲的代表，其中以六射海绵类和普通海绵类数量较多。至泥盆

纪出现了真正的钙质海绵纲的代表。石炭、二叠纪硅质及钙质海绵化石均较丰富。三叠纪数量较少，异射海绵类在中三叠世后绝灭。侏罗、白垩纪又是海绵的繁盛时期，三个纲都很发育，并出现了淡水类型。新生代海绵化石较少。

我国已发现的海绵化石大多在古生代，如震旦纪的 *Protospongia*，寒武纪除 *Protospongia* 继续存在外，还有异射海绵类 *Chancelloria*，奥陶纪的 *Archaeoscyphia*，志留纪的 *Receptaculites*，二叠纪的 *Amblysiphonella*, *Waagenella*, *Coelocladiella*, *Lichuanospongia* 和西藏晚三叠世的 *Hodsia*, *Girtyocoelia*. 我国川东、鄂西利川、贵州上二叠统生物礁中，钙质串管海绵是主要的造礁生物，包含 *Amblysiphonella*, *Girtyocoelia*, *Sollasia*, *Waagenella*, *Lichuanospongia*, *Stromatocoelia*, *Sinocoelia* 等十余属。川西北晚三叠世生物礁中海绵的含量亦不少。因此，海绵化石的地质意义也不应忽视。

第八章　古杯动物门(Archaeocyatha)

一、一 般 特 征

古杯动物是早已绝灭的海生底栖动物。多数为单体，少数为复体，因外形似杯，故有"古杯"一名。单体古杯动物常见的为倒锥形、圆柱形、杯形、盘形等。复体古杯多呈链状、树枝状或块状（图 8—1）。杯体相差悬殊，小的杯体直径仅 1.5—3 mm，大者可达 500—600 mm，一般为 10—25 mm。

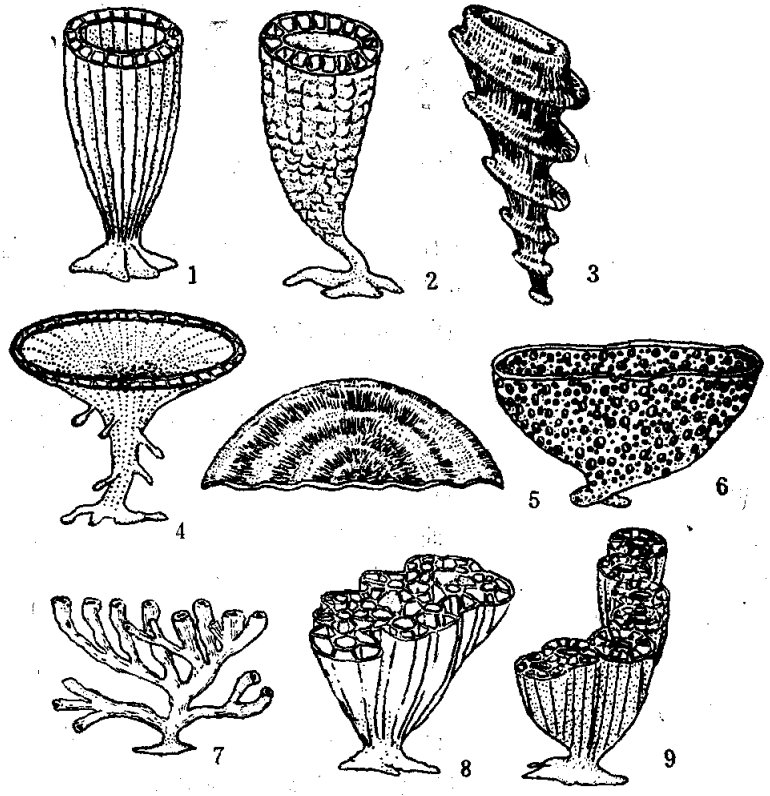


图 8—1　古杯动物单体（1—6）和复体（7—9）外形
（据 Rigby, Gangloff, 1987）

到目前为止，对古杯动物软组织的了解是有限的，沃罗格金（А.Г. Вологдин）根据一块具有柔软组织痕迹的 *Ajacicyathus*（阿雅斯古杯）（图 8—2）的研究，认为多层状的柔软组织充满了中央腔、壁间及外壁表面，呈弯曲管道状，可能营消化与呼吸作用。

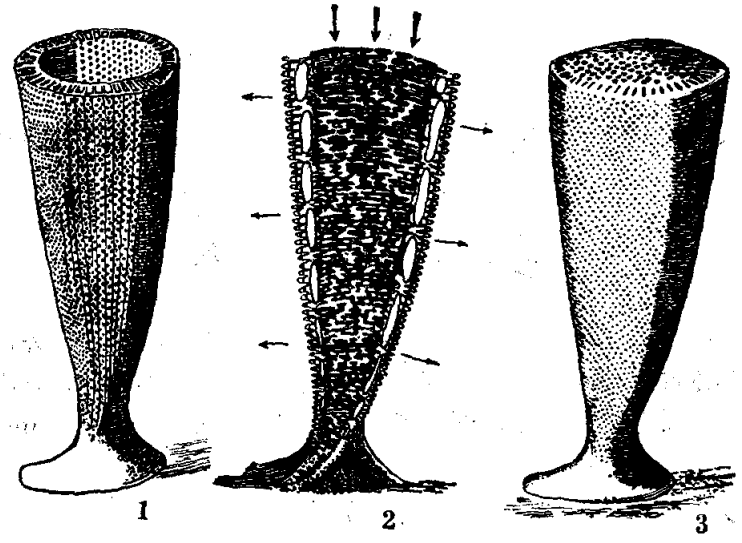


图 8—2 *Ajacicyathus aemboi* (Vologdin) 构造复原图
(据 A. T. Bodorg, 1962)
1—骨骼构造；2—纵面图；3—带软体的动物体外貌

二、骨骼构造

古杯动物的杯体是由两层互不接触且距离保持不变的倒圆锥形钙质骨骼套合而成（图8—3）。外面的多孔钙质薄板称外壁，常带有各种形状的大小突起。里面的多孔钙质骨板称内壁，内壁通常较厚；内壁孔粗大，内壁上的孔向中央延伸出鳞片状、刺状或筒状等各种附连物。内壁形成较外壁晚，在杯体的始端没有内壁。有的个体里只有外壁而无内壁。内外壁间的空间称壁间，内具纵列和横列的钙质骨板或管状骨骼，以加固杯体和支持软体。隔板为壁间内放射状纵向排列的规则薄板，与内外壁相垂直，其上有孔，孔径比外壁孔大，比内壁孔小。由隔板将壁间分割成许多长条形空间，称壁间室。有些古杯壁间具曲板，曲板是一种多孔的大小厚度不一且强烈弯曲与分叉的板，有纵向分布的趋势。一般认为，曲板是不规则的隔板。壁间有时还有一种横向排列的平直或微拱具孔的薄板叫横板。横板孔大小与隔板孔一致。在壁间和中央腔内还有一种无孔上拱的泡沫状小板叫泡沫板（图8—3,2）。有的隔板（或曲板）之间有断面呈圆形的棒状骨骼相连结，称骨棒。少数古杯动物的壁间具管状骨骼（图8—3,3）。

内壁所包围的空间叫中央腔，腔底部可有泡沫板或次生沉积物。在杯体的始端或底部常有一似带状、管状或根状的钙质物将杯体固着于海底，叫固着根。

古杯动物骨骼发展过程中，在个体发育早期仅生长外壁，然后局部产生隔板和内壁，随个体的增长逐渐完善（图 8—3,4）。较原始类型一般只有外壁；有的虽有内壁，但壁间无任何骨骼；有的壁间被厚薄不均排列不规则的曲板所填充。

古杯外形和穿孔特点与海绵相似，但海绵骨骼由骨针组成，无真正的内壁和外壁，也没有各种板状骨骼，而且在个体发育上两者亦不同，海绵整个时期都发育骨针，古杯动物在发育早期从无孔的壁发展到有孔壁，壁间从细小的骨棒发展成为其它骨骼构造。

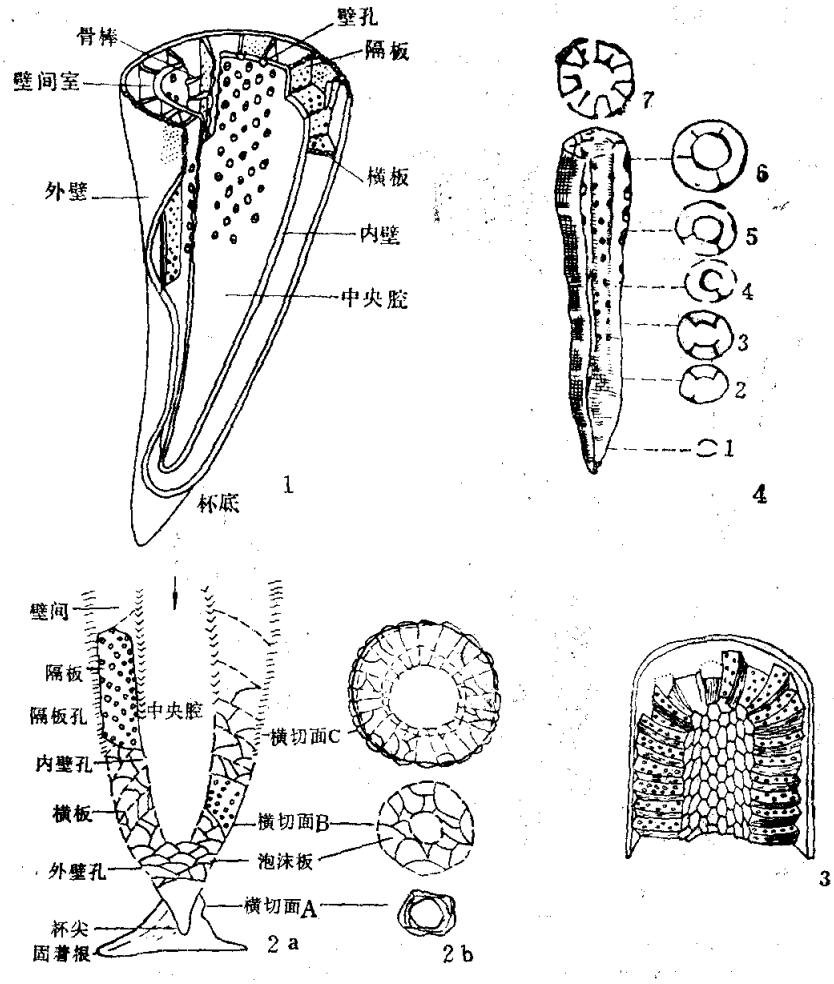


图 8—3　古杯动物硬体构造图

1—古杯动物骨骼构造模式图；2—古杯纵、横切面图，2 a.纵切面，2 b.横切面；3—古杯动物棱管状构造模式图；4—古杯动物个体发育过程

（1 据 Handfield, 1972；2 据 Rigby, 1987；3 据武汉地院"古生物学教程"，1980；4 据Рожанов, 1963）

三、分　　类

古杯动物主要根据内壁的有无，隔板形态，横板、泡沫板和壁孔类型等特征作为分类依据。沃罗格金在 1962 年把古杯动物分为四个纲：单壁古杯纲（Monocyathea）、隔板古杯纲（Septoidea）、曲板古杯纲（Taenioidea）和管壁古杯纲（Aphrosalpingidea）。本书采用此分类。

（一）单壁古杯纲

本纲是最原始的古杯类，圆锥形或圆筒形，只有外壁，具不同类型的壁孔，如 *Archaeolynthus*（古厚壁古杯）（图 8—4,1）。早、中寒武世。

（二）隔板古杯纲

单体或复体，杯体由内、外壁组成。壁间具隔板，有的还有横板及泡沫板，具各种类型的壁孔。寒武纪。常见化石有 *Ajacicyathus*（阿雅斯古杯），*Chengkoucyathus*（城口古杯）和 *Taylorcyathus*（泰勒古杯）（图 8—4，2—4）。

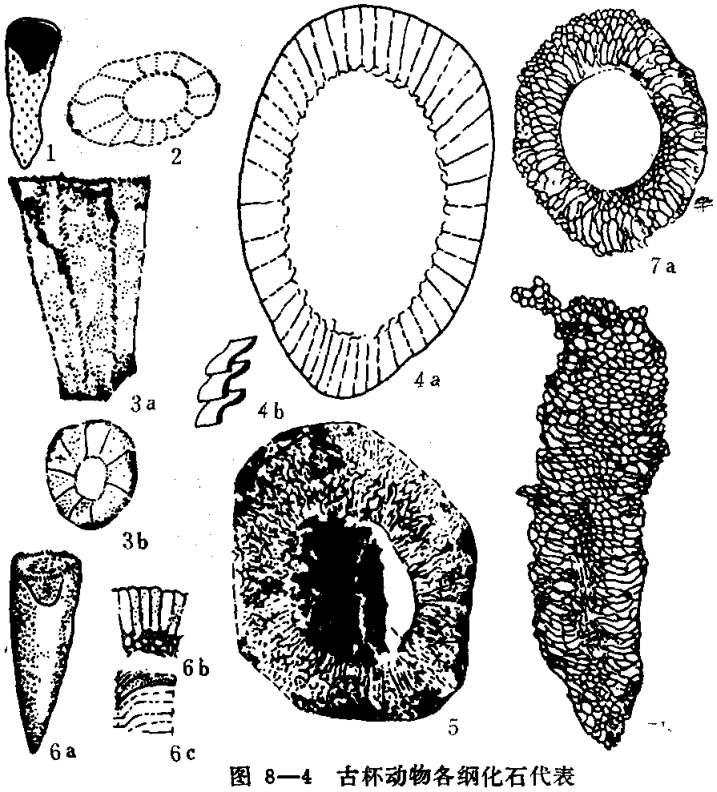


图 8—4　古杯动物各纲化石代表

1—单壁古杯纲 *Archaeolynthus porosus* (Bedford & Bedford)，外形，×3.2，ϵ_1；2—4—隔板古杯纲：2—*Ajacicyathus anabarensi* (Vologdin)，横切面，×4，ϵ_1；3—*Chengkoucyathus shabaensis* Yuan，3a，纵切面，3b.横切面，×14.8，ϵ_1；4—*Taylorcyathus subtersiensis* (Vologdin)，4a.横切面，×6，4b.内壁局部放大示意图，ϵ；5—曲板古杯纲，*Archaeocyathus hupehensis* Chi，横切面，×1.3，ϵ_{2-3}；6—7—管壁古杯纲：6—*Syringocnema favus* Taylor，6a.个体形态，×0.25，6b.横切面，×2，6c.纵切面(部分)，×2，ϵ_1；7—*Aphrosalpix textilis* Miagkova，7a.横切面，7b.纵切面，均×8.5

（三）曲板古杯纲

单体或复体，杯体由单壁或双壁构成。外形不规则。壁间或单壁内充填着曲板，有时还可见到泡沫板。寒武纪。如 *Archaeocyathus*（原古杯）（图8—4，5）。

（四）管壁古杯纲

单体或复体，外形为圆柱形。杯体具内、外壁；壁间具棱管状组织，甚至为海绵状。如 *Syringocnema*（管古杯）、*Aphrosalpinx*（管壁古杯）（图 8—4，6—7）。有人认为这个纲不属于古杯动物，而是藻类。寒武纪至志留纪。

四、古生态及地史分布

古杯动物是海生底栖生物，大多数营固着生活，固着方式多样，有的以固着根固着，有的其基部呈块状基盘吸附在海底泥砂上；有的古杯动物似乎用一些薄板和蔓状突起物固

着；弯锥形的古杯动物可以其杯尖侧面的扁平部分直接固着在海底上。也许少数是可移动的，如某些盘形古杯类。

古杯动物化石多保存在各种灰岩中，并经常和三叶虫、腕足动物、软舌螺、层孔虫等共生，说明古杯动物生活在正常的浅海环境。并据共生的蓝绿藻推测，20m到50m的水深区域是古杯动物最繁盛的地区，且往往与藻类等共同造礁；而在50—100m深度之间，古杯大多为单体，壁薄、壁间窄，数量少；在超过100m深度的地区，很少发现它们的踪迹。由此古杯动物的丰度与形态可作为推测水深的标志（图8—5，表8—1）。

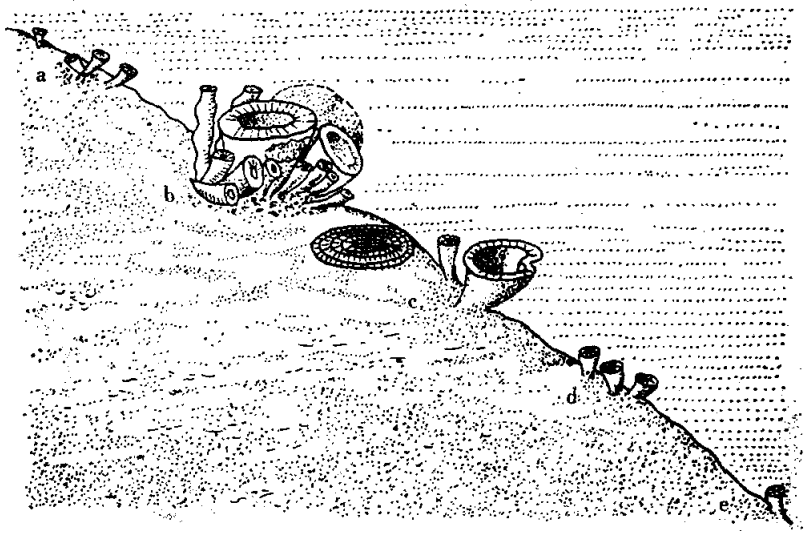


图 8—5　古杯动物生长类型和深度的关系
（据Журавлева, 1960）
a—深度在12m以内只有少数小的杯体；b—在20—30m处构成小的古杯生物礁；c—在30—50m间有少数大的盘状或锥状杯体；d—在50—60m间有少数小杯体；e—深度在100m左右偶然出现杯体

表 8—1　古杯动物与环境因素关系表
（据刘宝珺等，1985）

形　态	水　深	能　量	盐　度	水　温
小的杯状（少量）	5—10m	低	32—35‰	温　暖
大的杯锥状（大量）	20—30m	高	32—35‰	温　暖
大的盘状（少量）	30—50m	中	32—35‰	温　暖
小的锥状（少量）	50—60m	低	32—35‰	较　冷

古杯动物喜居于温暖较清洁的海水中，若海水混浊，泥沙过多，容易堵塞壁孔或将杯体掩埋，不利于杯体的生长。因此，碎屑岩为主的地层内往往不含古杯。但是它能够忍受一定数量的陆源屑物质，沉积物中含有19—34%的不溶残余时，最为繁盛。古杯动物礁较少见，常见的是古杯丘或古杯层，估计可能在南北回归线之间的温暖海洋中形成。

古杯动物适于正常盐度的海水，在氧化镁含量高的白云岩中难于发现此类化石。因而古杯动物也是一类很好的指相化石。

从寒武纪一开始就出现了古杯动物的代表，并且四个纲同时存在，推测其始祖起源于寒武纪之前，目前已发现一些可疑化石。早寒武世为古杯动物最繁盛时期，它遍布世界各地。

由于古杯动物对环境的适应能力差，到中寒武世仅存在于少数地区，如前苏联、南极洲等，以后基本绝灭，仅在前苏联乌拉尔的志留系中发现少数孑遗属种。现在已描述的古杯化石达370余属，600余种。

我国古杯动物绝大多数产于早寒武世中后期（沧浪铺期）上扬子海盆大陆架地区，属远岸浅水区，沿川陕、川鄂湘、黔北、滇东北以及滇东南等地，近于弧形分布。该地区的西部由于靠近古陆，碎屑物质过多，海水浑浊，不利于古杯动物生存；该地区的东南、湘、桂、粤一带，海水较深，水流滞缓，海底处于还原环境，极不利于古杯动物生存。同时期华北广大地区也无古杯动物生存，可能是由于碎屑物质过多，气候过于炎热，含盐度高的缘故。在新疆库鲁克塔克、吉林科尔沁右前旗有古杯类发现。

含礁相古杯动物的岩层还可能是石油的储油层，对寻找石油有着密切的关系。

第九章　腔肠动物门(Coelenterata)

一、概　　述

腔肠动物包括生活在海里的水螅、水母、珊瑚、海葵等，种类繁多。腔肠动物较之多孔动物稍高等，表现在细胞分化更明确，具有原始的消化、神经肌肉系统。并且具有消化食物的中央腔，称为腔肠，为腔肠动物命名由来。

（一）腔肠动物特征

腔肠动物体壁具二胚层，即外胚层和内胚层。在两胚层之间还有中胶层。有组织，无器官。多为海生固着生活，有单体和群体之分，身体呈辐射或两侧对称。外胚层细胞可分泌角质或钙质骨骼。个体内有一袋形的消化腔，其上中心有口，同时是食物和排泄物的进出口。口的周围具一圈或多圈的触手。绝大多数腔肠动物外胚层中具刺细胞，有御敌作用。本门动物一般形态特征可以现代海葵（*Sagartia*）为例说明。

海葵为单体，无骨骼，体呈筒型（图9—1）。下部为基盘，用以固着；上部为口盘，口下面为口道（食道），口的周围生有许多中空的触手，具有捕食功能。它的消化腔是由内胚层细胞所围成的空腔，其中有辐射排列的隔膜（图9—1、2），它是由内胚层和中胶层向内皱起所形成。

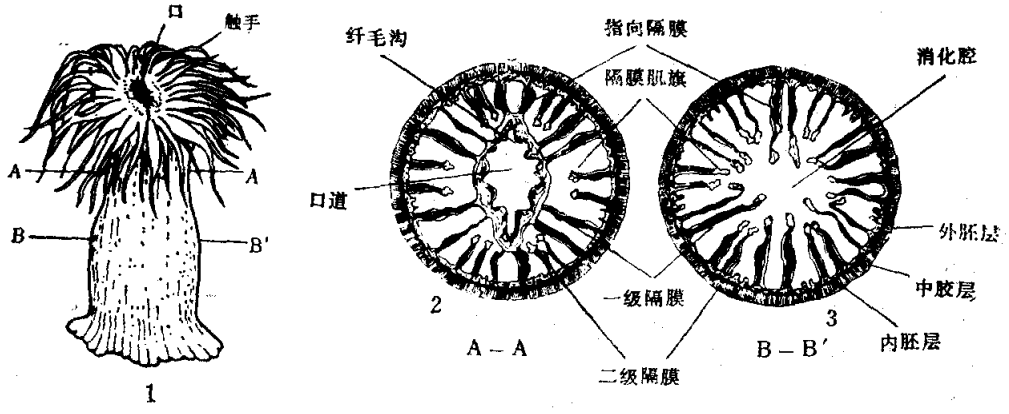


图 9—1　海葵的外形和构
（引自Tasch, P., 1980）
1—外形；2—通过口道的横切面；3—通过消化腔的横切面

海葵的隔膜数为 6 的倍数，最初生长的一级隔膜只有 6 对，其中一对具纤毛沟，称指向隔膜（图9—1,2）；二级隔膜位于一级隔膜之间，较短。三级隔膜，位于一、二级隔膜之间，共有12对。隔膜在消化腔中具有支持作用和扩大吸收面作用。

腔肠动物有水螅型和水母型两种（图9—2），生殖方式分无性（分芽或分裂）和有性

生殖。无性和有性生殖常有世代交替现象。水螅型为固着生活，外形呈圆筒状，为无性世代个体，有的水螅型个体在口的下端具口道，如珊瑚类水螅（图9—2,3）。水母型为自由浮游生活，身体呈圆盘状，中胶层较厚，身体运动时，口向下，为有性世代个体。

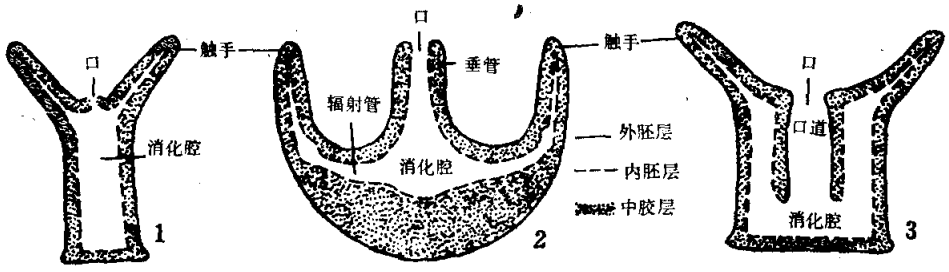


图 9—2　水螅型和水母型的比较

（转引自杨遵仪、郝诒纯主编"古生物学教程"，1980）

1—水螅型；2—水母型；3—珊瑚水螅型

（二）腔肠动物的分类

根据刺细胞的有无，软体构造特点，有无骨骼及其特征，可分两个亚门：1.具刺细胞的刺胞亚门（Cnidaria）；2.无刺细胞的无刺胞亚门（Acnidaria），又称栉水母亚门——海生，单体、无骨骼，身体胶质透明，具八条栉状排列的栉板，上有纤毛，借助纤毛摆动在水中活动，并借触手获得食物，本亚门因无化石，本章从略。

刺胞亚门可根据软体特点，生活史以及骨骼有无和性质等分为水螅纲（Hydrozoa）、原始水母纲（Protomedusae）、钵水母纲（Scyphozoa）、珊瑚纲（Anthozoa）。

二、水螅纲(Hydrozoa)

（一）一般特征及分类

本纲多数海生，少数居于淡水，有水螅型和水母型，而以水螅型为主。水螅型多为群体，个体小，直径一般不超过2—3mm。水螅纲动物的生活史多具世代交替。水螅型个体不具口道与隔膜；水母型个体边缘具有缘膜。水螅纲有的分泌角质或钙质外骨骼。本纲时代分布：寒武纪至现代。

水螅纲可分七个目，保存有化石而较为重要的有3个目。（1）螅型目(Hydroida)——海生为主，多数有世代交替，寒武纪至现代。近年在我国云南早寒武世早期地层中发现的澄江动物群也有螅型目化石代表，如 *Heliomedusa*（日射水母）(图9—4,1)。（2）管水母目（Siphonophorida）——海生，浮游，有多态现象。即群体内因生理分工而产生形态不同的个体，通常有营养个体、保卫个体和生殖个体。本目化石均为软体印痕，始见于元古代末期，如澳大利亚埃迪卡拉动物群中即有这类代表。其后各地质时代地层中均有产出。（3）层孔虫目（Stromatoporida）——属于已绝灭的海生群体动物，骨骼特征与水螅珊瑚目相似，化石较多。

（二）层孔虫目

层孔虫已经绝灭，其地质历程从寒武纪至白垩纪。全为复体，形态多样。外形有层状、半球状、圆柱状、皮壳状、树枝状等。直径大小不一，小的不足1 cm。硬体表面常有凹陷

沟，大致呈放射状，称星状沟（图9—3,6），有的群体表面具圆形或不规则的突起，称乳头状突起。

层孔虫的钙质骨骼称为硬体，硬体主要由呈同心状或水平状排列的细层（或粗层）和垂直于细层的支柱组成。细层薄，连续或不连续，有时弯曲呈泡沫状。粗层厚，每隔几个细层出现一个粗层。支柱实心或空心，有时分叉，支柱有的限于两细层之间或穿越若干细层。细层和支柱之间的空隙称为虫室（推测原是虫体住所）（图9—3,1a）。在柱状和分枝状的层孔虫中，硬体中央具轴管构造（图9—3,5b），其中具弯曲的横板。

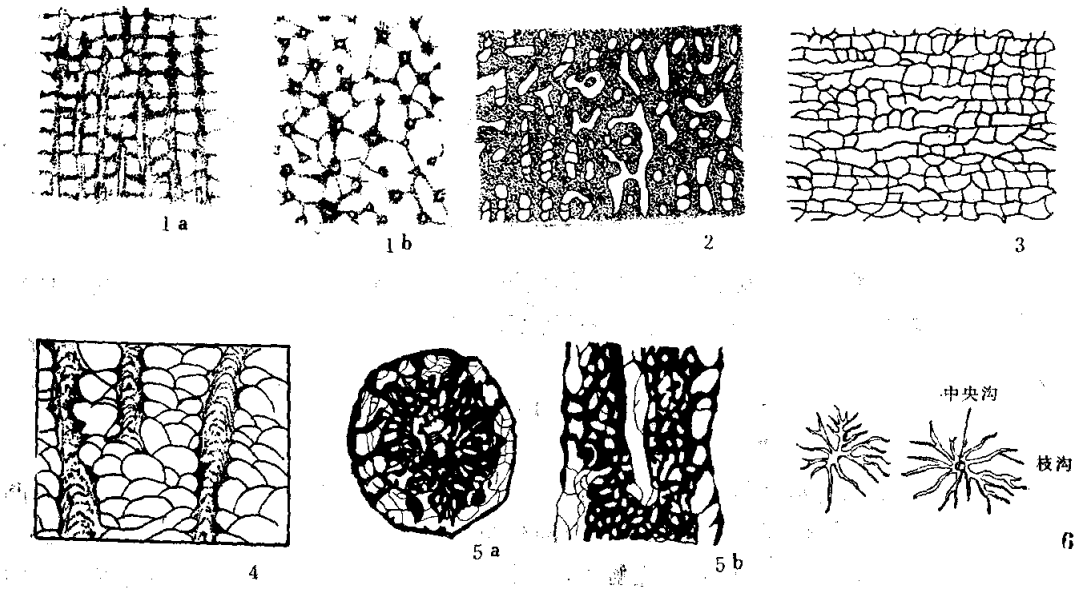


图 9—3　层孔虫骨骼及化石代表
（引用）

1—*Actinostroma clathratum* Nicholson，纵，弦切面，×12，D_2，德国；2—*Stromatopora concentrica* Goldfuss，纵切面，×12，D_2，德国；3—*Clathrodictyon vesiculosum* Nicholson et Murie，纵切面，×2，S_2，美国；4—*Labechia conferta* (Lonsdale)，纵切面，×10，S_2，英国；5—*Amphipora ramosa* Phillips，横、纵切面，×6，D，英国；6—层孔虫的星状沟（示意图）

关于层孔虫的分类依据分类位置，各家观点不一，因此尚无一种被普遍接受的划分方案。盖洛维(Galloway,J.J.1957)将层孔虫类(目)划分为五个科，归入水螅纲，董得源(1987)根据骨骼构造特征及微细构造把古生代层孔虫分为7个目，而且依从Stearn(1975)关于层孔虫分类位置的意见，把层孔虫作为海绵动物门的一个纲。本书暂采用董得源的分类，各目特点及代表属列表如下，但我们仍主张将层孔虫归入水螅纲。

目　　名	硬体主要特征	代　表　属
拉贝希层孔虫目 (Labechiida)	层状或块状，支柱变化大，细层泡沫状、具星状沟，轴管可有可无	*Labechia* (图 9—3,4)
冠毛层孔虫目 (Lophiostromatida)	外形皮壳状，细层厚板状，细层向上弯曲而形成柱体	*Lophiostroma*

续表

目　　名	硬体主要特征	代　表　属
网格层孔虫目 (Clathrodictyida)	层状或块状，细层为单一层状组织，支柱多限于两细层之间，具星状沟	*Clathrodictyon* (图 9—3,3)
放射层孔虫目 (Actinostromatida)	块状或层状，骨骼主要由连续的支柱和细层组成。常具星状沟	*Actinostroma* (图 9—3,1)
小层孔虫目 (Stromatoporellida)	细层连续，含有明显的浅色轴带，支柱常为短线轴状	*Stromatoporella*
层孔虫目 (Stromatoporida)	块状，具星状沟及乳状突起，细层微细构造常有穿孔，支柱可长可短	*Stromatopora* (图 9—3,2)
独体层孔虫目 (Idiostromatida)	柱状，枝块状，具轴管，细层泡沫状，支柱粗，放射状	*Amphipora* (图 9—3,5)

层孔虫在志留纪、泥盆纪极盛，常形成礁体，并常与横板珊瑚、四射珊瑚伴生。研究层孔虫对生物地层学、古生态学、古生物地理学均有一定意义。

三、原始水母纲(Protomedusae)

原始水母纲是已绝灭的低等水母类，体形有椭圆形、盘形等，其上端称反口面（凸面），下端称口面（凹面）。水母体被纵向深沟分为 4—15 个叶（节），这些叶往往又被次一级叶所分割。它有 4—5 个口腕，无触手，（图9—4,2）。本纲时代：元古代末期至奥陶纪，化石代表有产自北美寒武系的*Brooksella*（布鲁克斯水母）(图9—4,3)。

四、钵水母纲(Scyphozoa)

（一）一般特征及分类

身体多具辐射对称或四辐射对称，全部海生，包括大型的水母类和已绝灭的锥石类。本纲水母型与水螅纲水母型的区别主要在于前者个体大，水母伞的边缘无缘膜。消化腔进一步发育，分成 4 个胃囊，根据软体结构特点和有无外骨骼，可分两个亚纲：

1.钵水母亚纲（Scyphomedusae)——无外骨骼，化石多为水母印膜。近年在我国云南发现的早寒武世澄江动物群中，也有本亚纲化石，如：星口水母（*Stellostomites*）（图 9—4,4)。

2.锥石亚纲（Conulata)——具几丁磷灰质薄壳，壳多为方锥状，化石较多。寒武纪至二叠纪。

（二）锥石亚纲一般特征及壳的结构

锥石类壳有两种类型，一类是方锥状，通常高 3—10cm，最高达 30—40cm，属于固着类型（图9—5,1)，很多锥石在每两个锥面交接处有角沟（图9—5,3)，每一锥面的中线处多具中沟，在壳内与中沟位置相应处发育一个隔壁（图9—5,5)。壳表常发育生长线或

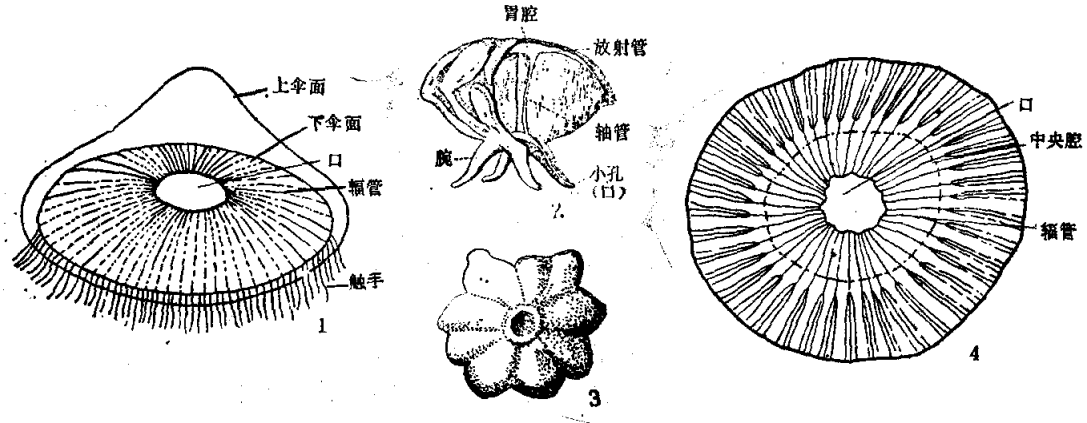


图 9—4 原始水母纲、钵水母纲、水螅纲化石代表

水螅纲：1—*Heliomedusa orienta* Sun et Hou，复原图，×0.5，ϵ_1，云南澄江；原始水母纲：2—*Brooksella* 复原图；3—*Brooksella cambria* Walcott，上伞叶，×1，ϵ，北美。钵水母纲：4—*Stellostomites eumorphus* Sun et Hou，复原图×0.5，ϵ_1，云南澄江

（1,4图，据孙卫国等，1987；2,3引自H. J. Harrington et R. C. Moore, 1956）

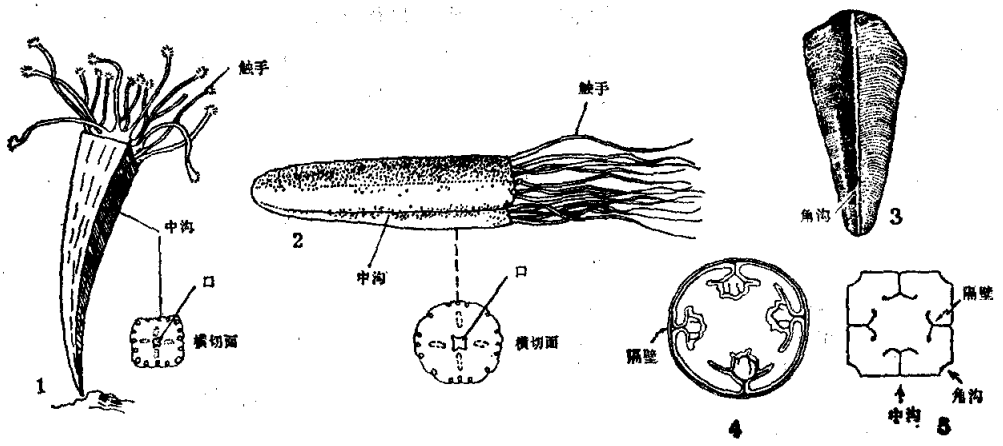


图 9—5 几种锥石再造图及现代钵水母比较

（4,5据Kiderlen，1937）

1—*Archaeoconularia*（古锥石）；2—*Exoconularia*（外圆锥石），（1,2，据达维塔什维里，1949，中译本）；3—*Paraconularia tubericosta*. Slater，侧视，约0.8，C_1，英国；4—现代水母*Cratelolophus*，横切面，×0.4；5—*Eoconularia*（始锥石），横切面，×5

横肋，可穿越中沟。另一类始端钝圆，身体呈圆锥状，营浮游生活（图9—5,2）。

锥石为4辐射对称，内部具4个隔壁，有的在内端分叉，这些特点均可与现代的钵水母比较（图9—5,4）。我国锥石类过去研究报道较少，近年来，在川西下寒武统，陕南下志留统，新疆下泥盆统，湖南上泥盆统以及西藏珠峰地区的二叠系中均有发现。锥石类常见化石有*Conularia*（锥石），*Paraconularia*（拟锥石）等（图9—5）。

五、珊瑚纲(Anthozoa)

(一) 珊瑚纲的一般特征及分类

本纲包括现代的海葵、石珊瑚、红珊瑚和已绝灭的四射珊瑚、横板珊瑚等，全为海生。单体或群体。珊瑚纲大多具外骨骼，以钙质为主。根据软体和硬体的特点，如触手，隔膜的数目与排列，骨骼性质及特征，本纲一般可分为6个亚纲，其中有重要地层意义的是四射珊瑚亚纲，六射珊瑚亚纲和横板珊瑚亚纲，后面将重点介绍。其它三亚纲简介如下：

1.钝胶珊瑚亚纲 (Ceriantipatharia)——隔膜不成对，数目不定，单体或群体，外胚层能分泌几丁质骨轴。另外，体壁能分泌胶状物，将周围泥砂胶结成管状物，称为护鞘，可保存为化石。钝胶珊瑚类代表*Cerianthus*（胶海葵）（图9—6）。本亚纲时代分布：中新世至现代。

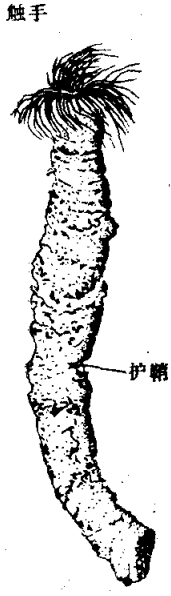


图 9—6 *Cerianthus menbranaceus*（胶海葵），外视，× 1，现代，地中海

2．八射珊瑚亚纲 (Octocorallia)——个体中有八个隔膜，触手也只有八个（图9—7,1)。全为群体，具钙质或角质骨轴（共骨），共骨多由方解石骨针构成，其长度一般为0.1—0.5mm，形态多样，多呈不规则刺状体（图9—7,3—5)。少数种类，如现代的苍珊瑚（*Heliopora*），具管状外骨骼，个体间还发育许多小管，其中有水平横板，（图9—7,2)。本亚纲化石很少，多保存分散的骨针。时代分布：侏罗纪至现代。

3．菟海葵珊瑚亚纲 (Zoantharia)，又称多射珊瑚亚纲 (Polyactinia)——珊瑚个体隔膜成对，具六对一级隔膜和成对次级隔膜，触手中空，不分枝。多数具钙质骨骼。据W.A.Oliver等(1987)的意见，本亚纲包括许多海葵类现生代表和已绝灭的四射珊瑚、横板珊瑚等。本书将四射、横板珊瑚从中分出，分别属于独立的亚纲，后面详述。

(二) 珊瑚骨骼构造及其形成

珊瑚的软体统称珊瑚虫，一般为袋状体。其体壁基部外胚层细胞首先分泌一个钙质底

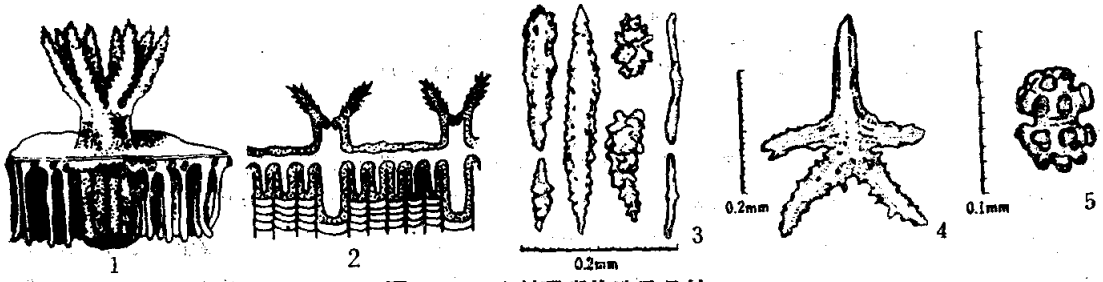


图 9—7 八射珊瑚构造及骨针

1—现代八射珊瑚*Heliopora*（苍珊瑚）一部分，示具八个触手的珊瑚；2—*Heliopora*群体纵切面，示软体与硬体关系；3—5—为八射珊瑚骨针，骨片，3—*Acabaria*；4—*Echinomaricea*；5—*Ctenocella*

（3—5图引自Bayer，1965；1,2图据达维塔什维里，1949）

盘，随珊瑚虫的生长，软体底部上移，相应的骨骼构造如外壁、横板等逐渐增加（图9—8）。珊瑚体外壁向上增长过程中，由下垂的体壁外胚层分泌许多生长横纹，附于外壁表面称表壁（epitheca）（图9—8,3）。在分泌外壁和表壁的同时，体壁底部开始形成辐射状褶皱，而褶皱的上凸部分则分泌直立的板状隔壁（图9—8,4）以支持软体。在隔壁之间，常发育一系列弯曲的小板称为鳞板（图9—15,1）。

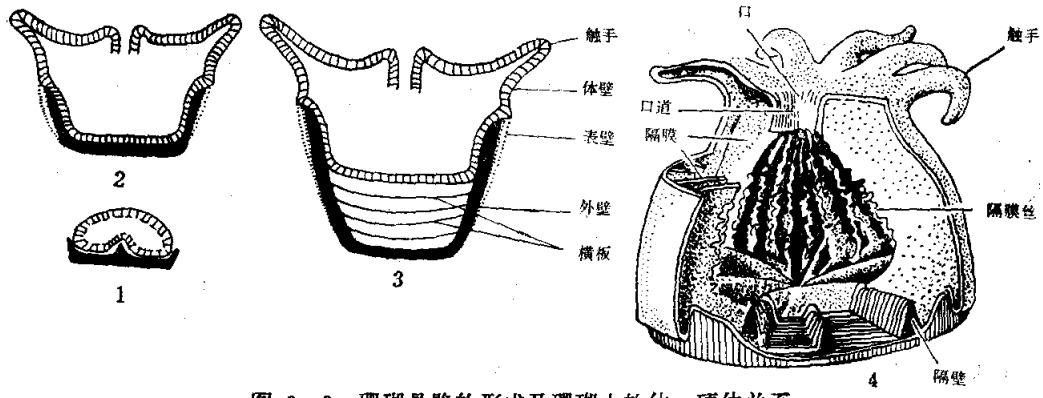


图 9—8　珊瑚骨骼的形成及珊瑚虫软体、硬体关系
（1,2,3,转引自杨遵仪，郝诒纯主编"古生物学教程"，1980；4，据J. W. Wells, 1956）

六、四射珊瑚亚纲(Tetracoralla)

（一）珊瑚体外形

珊瑚体分单体、复体，外型多样，主要取决于繁殖方式和生态特征。

1．单体外形　多数呈角锥状或弯锥状，据珊瑚的顶角大小和弯直程度分为狭锥状或角锥状，阔锥状、圆盘状、圆柱状、陀螺状、荷叶状、曲柱状等（图9—9）。较特殊者，一是拖鞋状，二是方锥状。拖鞋状和方锥状均可具萼盖，分别为一片或四片（图9—12,4）。三是套杯状（图9—9），由萼内多次出芽形成，每次只发育一幼体并占据母体中心，使母

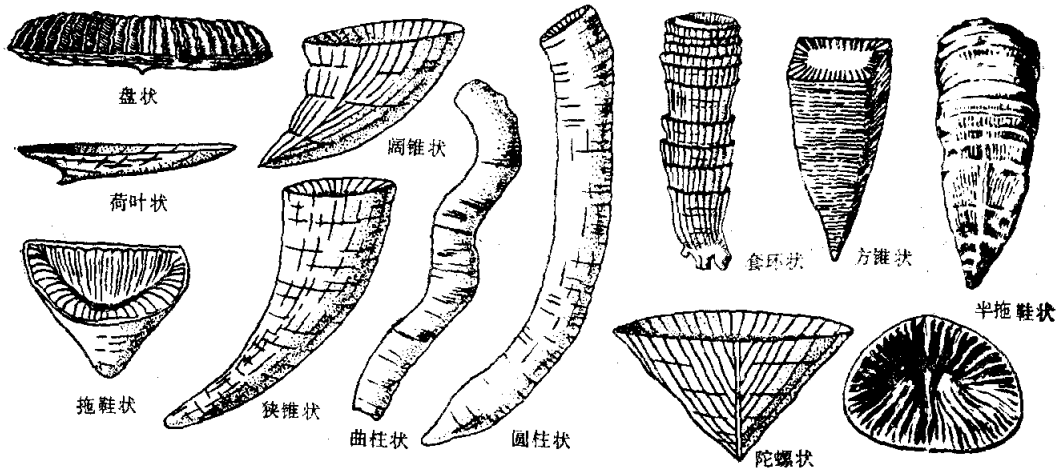


图 9—9　四射珊瑚单体外形
（综合引用）

体停止生长。如此继续多次，称为再生。有人将套杯状外形归入复体。

2.出芽方式及复体外形

（1）萼内边缘出芽　一般不同时。（2）萼内隔壁分裂繁殖，如十字珊瑚类（Staurids），常为4分裂，4个长隔壁在个体中央相交呈十字形（图9—10,2）。（3）萼外侧方出芽——这是丛状复体常见的出芽方式。（4）间隙出芽—在多角状复体中常见（图9—10,4）。

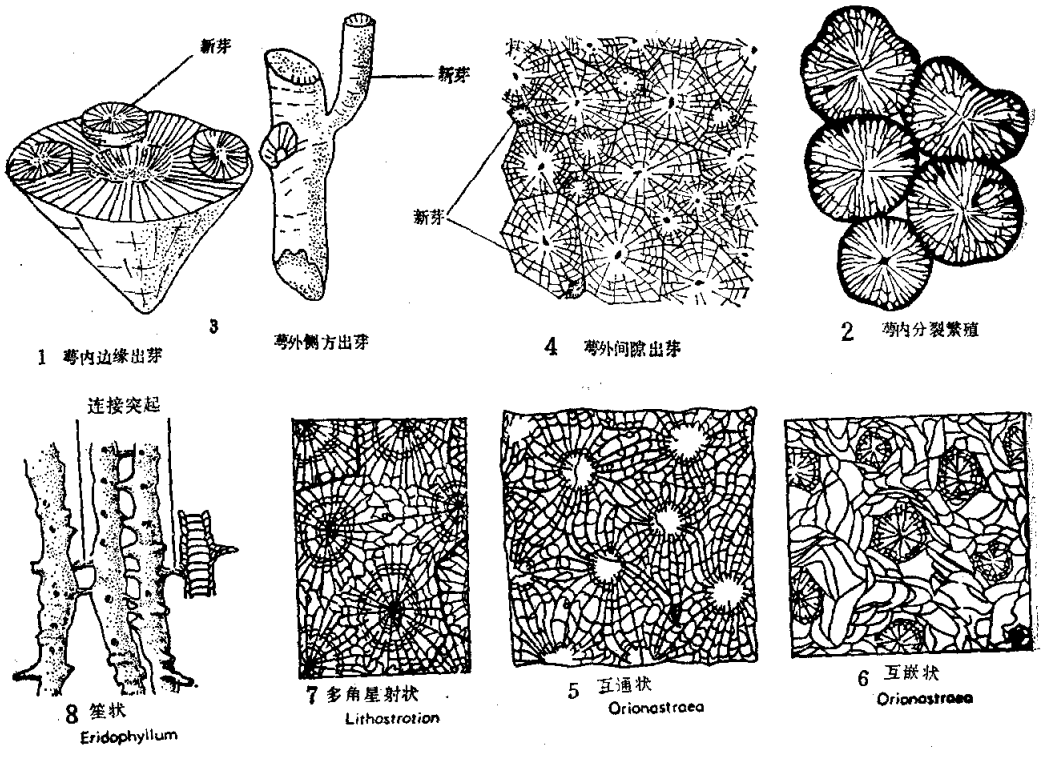


图 9—10　四射珊瑚出芽类型与复体外形
（综合引用）

复体外形分两大类，（1）丛状——个体间均有空隙，又分枝状——个体间彼此不平行；笙状——个体彼此近平行排列。（2）块状复体即个体紧密连接，又分为多角状；多角星射状——相邻单体的部分间壁（外壁）消失，但其隔壁仍彼此交错；互通状——间壁全部消失，相邻单体的隔壁互通连接；互嵌体—间壁全部或部分消失，个体间以泡沫带相接。各种复体外形见图9—10。

在丛状与块状之间，有时具过渡类型。复体外形的多样化，与其生活环境及生物本身的遗传特点有关，生活在水动力较强地带或造礁环境，常具有块状复体，而生活在平静海水或泥质较多地区的群体珊瑚，往往具细分枝丛状复体。

（二）四射珊瑚骨骼的微细构造

四射珊瑚骨骼微细构造可分两大类：（1）纤状组织——多见于隔壁，其结构单位是羽簇（或晶簇），羽簇由若干方解石细小晶针组成，每个羽簇具有集中点。许多羽簇在隔壁纵面上呈柱状排列，即构成羽榍（图9—11,1），羽榍一般分为单羽榍与复羽榍，前者羽簇钙化中心大致排列在隔壁轴面上，如图9—11,1所示；后者是由若干细小单羽榍分枝组

成粗大羽栅。（2）层状组织——结构单位是方解石晶片，由生物结晶构成，形体很小，很薄，其排列方向大致与软体接触面一致。层状组织多见于珊瑚的横列构造，如横板、鳞板、泡沫板等，也见于外壁和隔壁（图9—11,2）。层状和纤状组织在同一珊瑚体或同一隔壁不同部位均可发育。

有些石炭纪和二叠纪四射珊瑚的隔壁微细构造为羽层状，即隔壁中线两侧的方解石晶针近平行排列。由于晶针生长有阶段性停顿，表现出有类似生长线的暗色条带并与晶针正交，但层状条带通常不清楚（图9—11,3）。

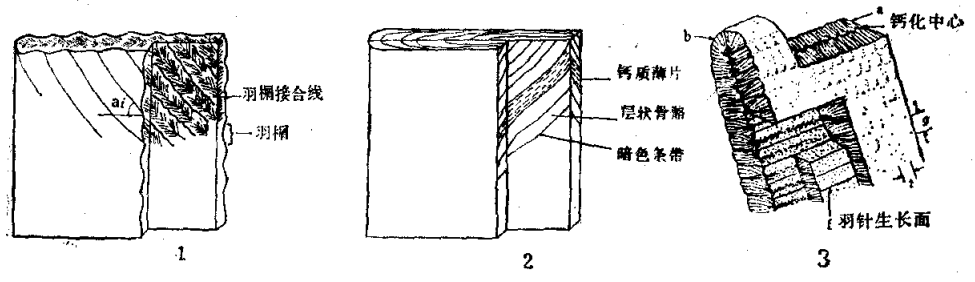


图 9—11　四射珊瑚骨骼微细构造

1—隔壁羽栅纵、横切面；2—隔壁的层状组织；3—隔壁羽层型的各切面观，g = 0.1—0.05mm，t = 0.03—0.05mm

（1,2图据王鸿祯，1955，3图引自浅野清等编日文版的“新版古生物学”，1973）

（三）四射珊瑚骨骼基本构造

Ⅰ．外部构造　包括外壁、表壁、萼部等，分述如下：

1．外壁　珊瑚个体周围的墙壁，有时不是独立的构造，它由隔壁外端加厚联接而成。

2．表壁　位于外壁表面，细的称生长线或横纹，较粗的称生长皱。生长线与生长皱的形成，则与珊瑚生长周期有关，这在第三章已述及。

此外，在外壁或表壁上有时具节瘤或根状突起，后者作为固着之用（图9—17,3）。

3．萼部(萼)　珊瑚体的末端常具杯状凹陷，为珊瑚虫生活栖息之所。它有各种形状，萼底平坦或下陷形成萼穴。有的在中央具瘤状突起称为萼瘤（萼突）。萼穴周围往往升起成为平台称萼台（图9—12,2）。

Ⅱ．内部构造　可分纵列、横列构造和轴部构造。纵列构造指隔壁及其附加物；横列构造包括横板、鳞板、泡沫板；轴部构造包括中轴、中柱等。

1．隔壁发生及排列　四射珊瑚隔壁的发生有一定顺序，以单体弯锥状珊瑚为例，幼年期只有6个原生隔壁（图9—13,3），最先长出主隔壁（C）和对隔壁（K），两者在中心相连，然后在主隔壁两侧生出两个侧隔壁（A），再后，在对隔壁两侧生出两个对侧隔壁（KL）。6个原生隔壁形成后，其它一级隔壁只在主隔壁和侧隔壁之间的主部以及对侧隔壁和侧隔壁之间的对部（图9—13,1）生长，这四个部位每轮次共长出4个一级隔壁(图9—13，4)，直到成年期为止。原生隔壁和一级隔壁的发生方式均为序生。一级隔壁数一般为4的倍数，但有时主部和对部隔壁数并不相等。一级隔壁之间，产生二级次级隔壁也为序生，开始多隐没于边缘厚结带，后来才明显增长。四射珊瑚一般仅有一级和二级隔壁，但进化属种可发育三级或四级隔壁，如早二叠世的*Iranophyllum*（伊朗珊瑚）（图9—20,7）。

在主隔壁和侧隔壁处常有较大空隙，推知生活时有较多的软体凹入，即分别形成主内

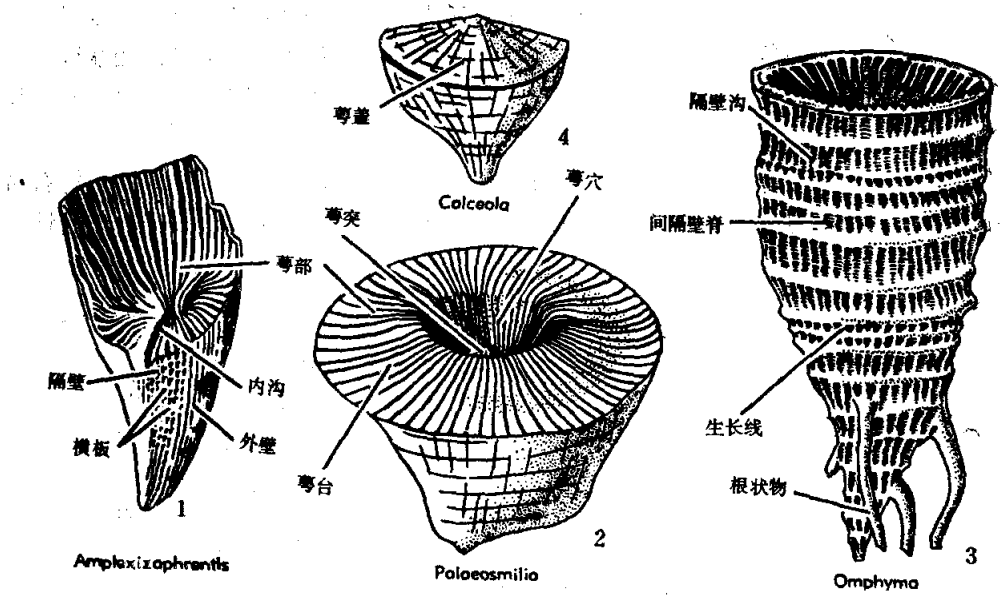


图 9—12　四射珊瑚的萼部和壁部构造
（据Hill, D. 1956）

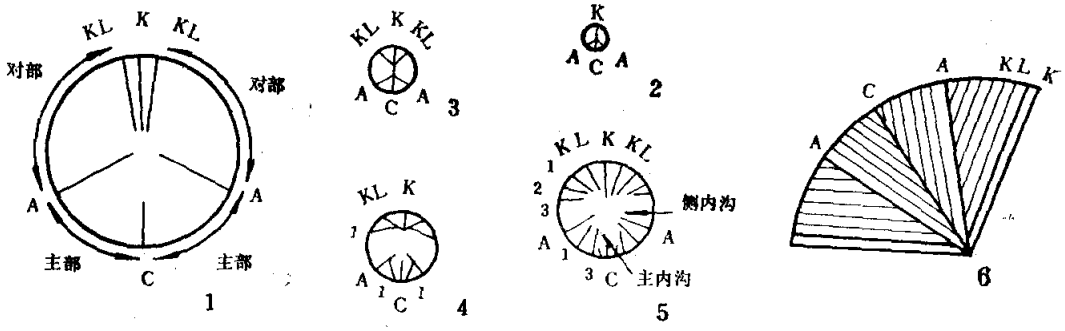


图 9—13　隔壁发生顺序及隔壁沟的排列
（综合引用）
1—5—隔壁发生顺序；6—隔壁沟扇状展开图

沟和侧内沟。在标本上主内沟表现为主隔壁两侧有较宽的空隙，主隔壁一般较短（图9—12,1；图9—13,5）。

2．隔壁和隔壁沟的排列　成年期隔壁排列基本上分为两种，一种是四分羽状排列，即两侧对称，另一种呈辐射对称。隔壁沟是隔壁在外壁上反应的一条纵沟，只有当表壁脱落或不发育时才能看到（图9—12,3）。在主部侧面隔壁沟表现与主隔壁相交，而在对部的隔壁沟与对隔壁平行，如图9—13,6所示。在外壁上隔壁沟与隔壁沟之间纵向脊凸称为间隔壁脊（图9—12,3）。

3．隔壁类型　四射珊瑚隔壁类型较多，常见的有9种（图9—14）：（1）细长型——隔壁薄长，常微弯曲，如杯珊瑚（*Cyathophyllum*）；（2）膨胀型——隔壁全部加厚，密接，如闭珊瑚（*Pycnactis*），有的珊瑚在隔壁中部或内端加厚密接形成隔壁内墙，在边缘加厚可形成边缘厚结带（图9—19,2）；（3）具脊板隔壁——典型的脊板在珊瑚体横切面上，

显示与隔壁正交的许多小板，在纵切面上具许多脊板切线，与羽栉排列方向一致（图9—14,3a），如日射脊板珊瑚（*Heliophyllum*），另一类为水平状脊板，它与隔壁面近平行（图9—14,3b）；（4）刺状隔壁——隔壁仅在外壁处上下连接而其内端分化呈刺状，如*Tryplasma*（图9—21,1）；（5）包珊瑚型——隔壁生长在横板上，呈低脊状，每个隔壁除靠近外壁处上下相连外，其余不连续，如拟包珊瑚（*Amplexoides*）；（6）穿孔型——隔壁上具有许多穿孔，实为隔壁羽栉间未紧密相连接，如穿孔珊瑚（*Calostylis*）；（7）朗士德珊瑚型——在个体纵、横切面上，隔壁被边缘泡沫板所隔断，如朗士德珊瑚（*Lonsdaleia*）；（8）喷口珊瑚型——隔壁外端不连续，为若干弯曲小板叠复组成，其间并有羽栉横穿连接；（9）隔壁刺——隔壁呈分散的刺状，如泡沫珊瑚（*Cystiphyllum*）。

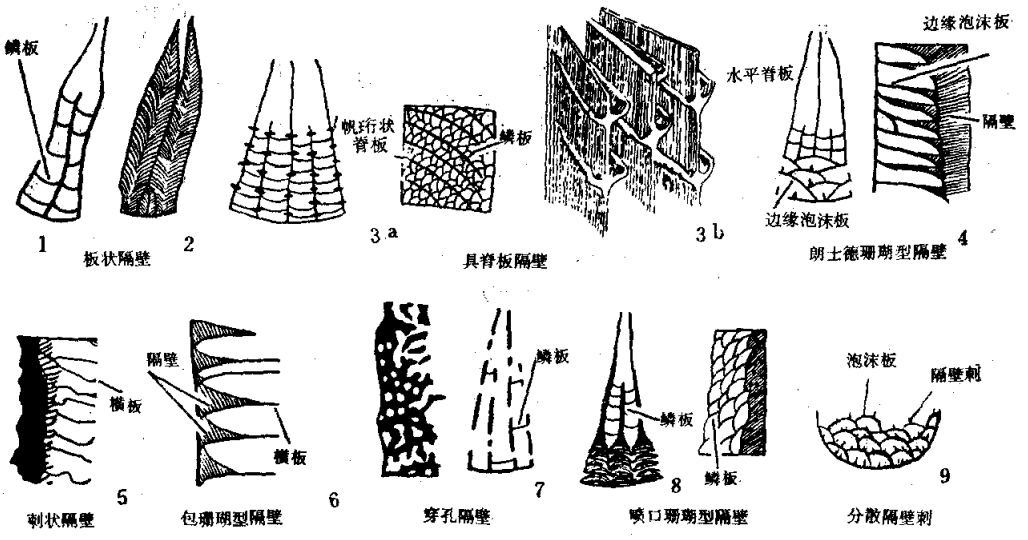


图 9—14　四射珊瑚隔壁类型

（1—8图引自D. Hill, 1956）

4．横板类型　可分为完整横板与不完整横板，前者指直接横越珊瑚体空腔的横板，后者指上下横板有交错或有分化。横板分化一般分为中央横板与边缘斜板；在进化类型，横板分化为密集上凸的内斜板与边缘横板（图9—16,3），后者上斜或平列、下凹，比较特殊的是斜横板，在鳞板或泡沫带以内横板陡倾。

5.鳞板、泡沫板及其类型　鳞板位于隔壁之间，大小形状比较规则。泡沫板有两种：边缘泡沫板（图9—15,4），可切断隔壁；另一种只是泡沫型珊瑚具有的小泡沫板，充满个体内腔。鳞板变化较多，常见有三种类型：（1）规则鳞板——在横切面上表现为一系列半圆形的鳞板（图9—15,1）；（2）人字形鳞板——在隔壁之间排列呈人字形，它的出现往往与次级隔壁不发育或缺失有关（图9—15,2）；（3）马蹄形鳞板——在个体纵切面上呈单列上下叠复，拱面朝上，形似马蹄状（图9—15,3）。鳞板与泡沫板一般不共生于同一珊瑚体，鳞板带（或泡沫带）与横板带在宽度上形成相互消长的关系。

6．轴部构造　中轴一般由对隔壁在内端膨大形成，在横切面上呈椭圆形、凸镜状或薄板状孤立于中心或与主、对隔壁相连（图9—16,1）。中柱由内斜板和一级隔壁在内端分化出来的辐板组成。中柱内常有一中板，由对隔壁末端伸入而成。中柱在横切面上表现为

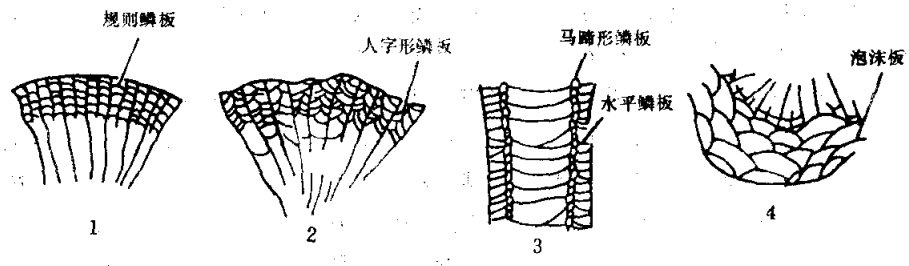


图 9—15 鳞板和边缘泡沫板类型
(引自 Hill, 1959)

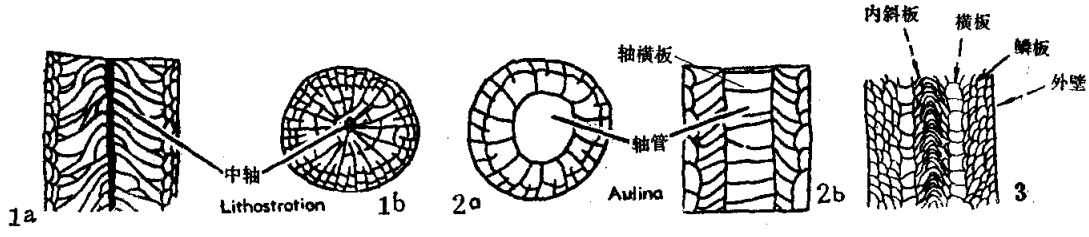


图 9—16 轴部构造类型
(综合引用)

蛛网状（图9—17,3)。此外，隔壁内端弯转联接形成轴管（图9—16,2)，也属轴部构造。

（四）四射珊瑚构造类型及其地史分布

根据四射珊瑚横列构造和轴部构造的组合可分三种构造类型（图 9—17)：（1）**单带型**——除隔壁外，只有横板；（2）双带型——有三种组合，横板＋鳞板或泡沫板，或横板＋中轴；（3）三带型——有四种组合，①横板＋鳞板＋中柱，②横板＋泡沫板＋中柱，③横板＋鳞板＋中轴，④横板＋泡沫板＋中轴。另外，有一类珊瑚仅有泡沫板，隔壁不发育或仅有隔壁刺，称为泡沫型（图9—17,4)，可视作特殊的双带型。还有一些原始类型无横板，仅有隔壁，可称无带型。如中、晚奥陶世的*Lambeophyllum*（朗伯珊瑚)。

各种带型珊瑚的地史分布：（1）单带型，中奥陶世——二叠纪（以奥陶纪、志留纪为主)；（2）双带型，晚奥陶世——二叠纪（以志留纪、泥盆纪时繁盛)；（3）三带型，石炭纪——二叠纪（早志留世开始已有少数三带型)；（4）泡沫型，晚奥陶世——中泥盆世（中奥陶世已有原始泡沫类)。

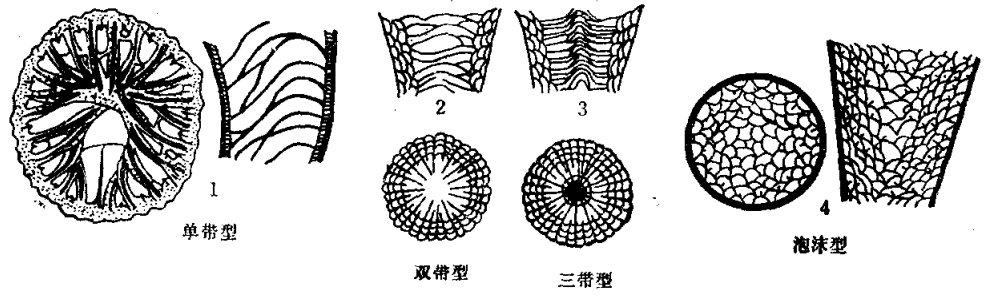


图 9—17 四射珊瑚构造类型
(引自杨遵仪，郝诒纯主编“古生物学教程”，1980)

（五）单体珊瑚生长阶段的划分

一个发育完整的单体珊瑚，从始端到成熟部分可分为幼年期、青年期、成年期和老年期（图9—18）。（1）幼年期——个体发育最早期仅有六个原生隔壁。（2）青年期——个体构造特征及隔壁数目均未定型，如*Pycnactis*（闭珊瑚）青年期的主隔壁突出伸长，主内沟不明显，至成年期主隔壁变短，主内沟显露。（3）成年期——个体发育成熟阶段，物种特征均已具备，隔壁数不再增多。（4）老年期——隔壁及其它构造显著萎缩，有时个体直径也趋缩小。

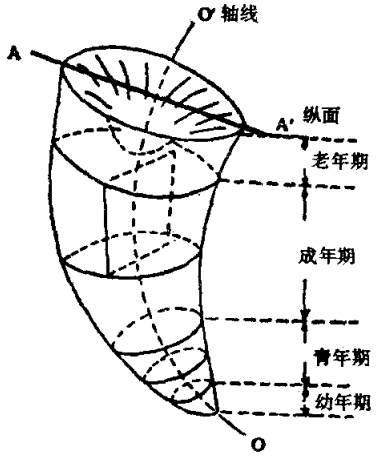


图 9—18 单体珊瑚各生长阶段的划分
（引自乐森琄、吴望始，1964）

如将发育完整的单体三带型珊瑚，由幼年期至成年期作系列横切面，可以观察到早期为单带型，青年后期，横板、鳞板或泡沫板相继出现，变为双带型，至成年期早期才出现三带型。据个体“重演律”可推断其系统发生是从单带型→双带型→三带型。

（六）四射珊瑚分类

关于四射珊瑚分类各家意见不一。王鸿祯等（1989）侧重骨骼微细构造的研究并结合四射珊瑚的宏观构造提出新的分类，将四射珊瑚亚纲分为泡沫珊瑚目、扭心珊瑚目、柱珊瑚目、内沟珊瑚目和犬齿珊瑚目。希尔（D. Hill，1956）着重纵、横列构造特点和外形（单体、复体）以及主内沟有无等，将Rugosa（皱纹珊瑚）即四射珊瑚目分为扭心珊瑚亚目（Streptelasmatina），柱珊瑚亚目（Columnarina）和泡沫珊瑚亚目（Cystiphylliina）。各亚目特征见表9—1。这种划分对于初学者较易掌握，缺点是有一部分扭心珊瑚类与柱珊瑚类不易区分。希尔（1981）提出新的分类，将四射珊瑚目提升为亚纲，下分十字珊瑚目（Stauriina）（即原来的扭心珊瑚亚目和柱珊瑚亚目合并），泡沫珊瑚目（Cystiphyllida）和异珊瑚目（Heterocorallia）。这种划分优点是使原来不易截然分开的具鳞板带或边缘泡沫板带的珊瑚统归到一个目，即，十字珊瑚目，但其内容过于庞杂，下分16个亚目。因

表 9—1 四射珊瑚亚纲三个目的主要特征

目及时代分布	隔　壁	横　板	边缘带	轴部构造
扭心珊瑚目 O_2—P	单体多呈两侧对称排列，常具主内沟	多为穹窿形上凸，也有平坦或下凹，进化类别常具斜横板	早期类群常具边缘厚结带，进化种类多具鳞板带或泡沫带	进化种类具中轴或中柱
柱珊瑚目 O_2—P	单体多呈辐射排列，隔壁羽栉一般细小，隔壁以薄型为主	完整平列，两侧下凹，有的在中央下陷	厚结带可有可无，进化种类具泡沫带或鳞板带	晚期种类具中轴或中柱
泡沫珊瑚目 O_3—D_3	发育分散的隔壁刺或隔壁锥	可具完整横板	有的具边缘厚结带，进化种类有泡沫带	无

此，本书仍基本采用1956年希尔的分类，仅对某些科属的分类位置作了调整。

据统计，四射珊瑚属约1500个左右，归属80个科，其中重要科有24个，各科特征可参阅“古生物学教程”（武汉地院古生物教研室编著，1980）有关章节。

（七）四射珊瑚各目属例

1．扭心珊瑚目 奥陶纪和志留纪时，扭心珊瑚类主要有*Streptelasma*（扭心珊瑚）（图9—19，1），*Kodonophyllum*（喇叭珊瑚）（图9—19，2）等。早、中泥盆纪世以*Heliophyllum*（日射脊板珊瑚），早石炭世、晚期以大型双带型的珊瑚如*Pseudouralinia*（假乌拉珊瑚）、*Kueichouphyllum*（贵州珊瑚）（图9—19，7）、*Palaeosmilia*（古剑珊瑚）等常见，二叠纪时以小型单体珊瑚*Tachylasma*（速壁珊瑚）（图9—19，3）、*Allotropiophyllum*（奇壁珊瑚）（图9—19，4）等常见。早石炭世晚期单体三带型珊瑚*Yuanophyllum*（袁氏珊瑚）、（图9—19，6）、复体三带型珊瑚*Lithostrotion*（石柱珊瑚）、*Lonsdaleia*（朗士德珊瑚）等分布广泛。二叠纪瓦岗珊瑚科（*Waagenophyllidae*）最为繁盛，代表属有*Waagenophyllum*（瓦岗珊瑚）（图9—20，8）、*Liangshanophyllum*（梁山珊瑚）、*Ipciphyllum*（伊波雪珊瑚）（图9—20，5）、*Iranophyllum*（伊朗珊瑚）等（图9—20，7）。

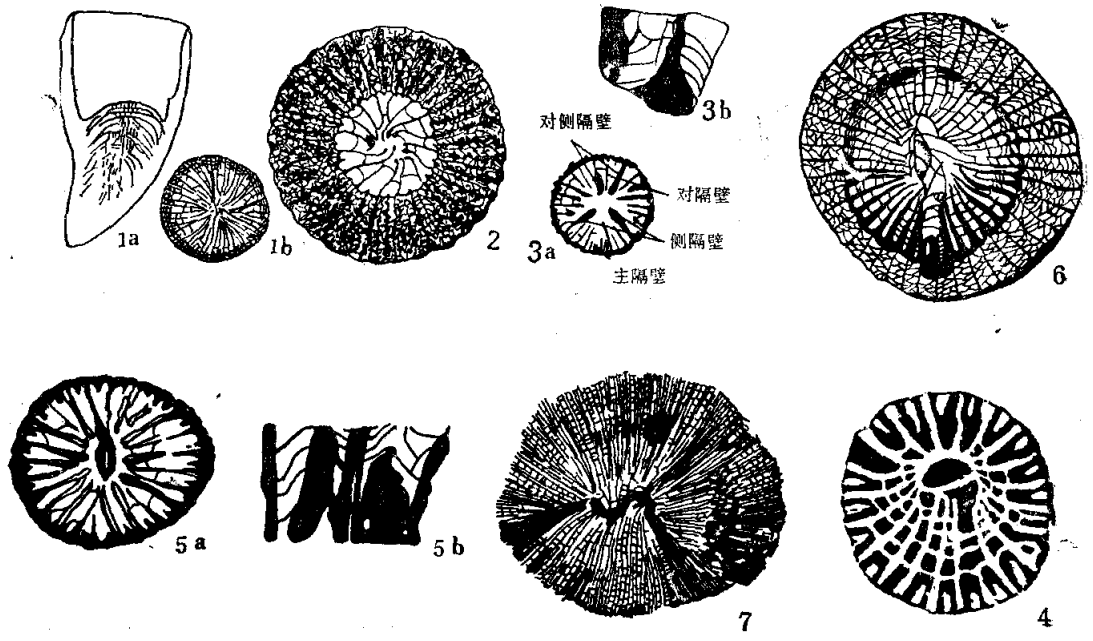


图 9—19 扭心珊瑚目代表属

1a，1b—*Streptelasma corniculum* Roemer，纵、横切面，×1，O_2，北美；2—*Kodonophyllum truncatum*（Linne'），横切面，×2，S_2；3a—*Tachylasma cha* Grabau，横切面，×1，P_1；3b—*Tachylasma magnum hexaseptatum* Huang，纵切面，×1，P_1；4—*Allotropiophyllum sinense* Grabau，横切面，×4，P_1；5a，5b—*Lophophyllidium proliferа* McChesney，横、纵切面，×2.4，C_3；6—*Yuanophyllum kansuense* Yu，横切面，×1，C_1；7—*Kueichouphyllum sinense* Yu，横切面，×0.8，C_1

2．柱珊瑚目 奥陶纪、志留纪以十字珊瑚科（Stauriidae）最盛，代表属有：*Favistina*（蜂房星珊瑚）、*Stauria*（十字珊瑚）（图9—10，2）等。此外，常见有单体单带型的*Amplexoides*（拟包珊瑚）（图9—20，1）。泥盆纪时双带型复体珊瑚繁盛，例如*Endophyllum*（内板珊瑚）（图9—20，2）、*Hexagonaria*（六方珊瑚）（图9—20，3）等。二叠纪时，具边缘泡沫带

的三带型复体珊瑚最盛，如早二叠世*Wentzellophyllum*（似文采尔珊瑚）（图 9—20，6）、*Polythecalis*（多壁珊瑚）、*Chusenophyllum*（朱森珊瑚）（图9—20，4）等常见。

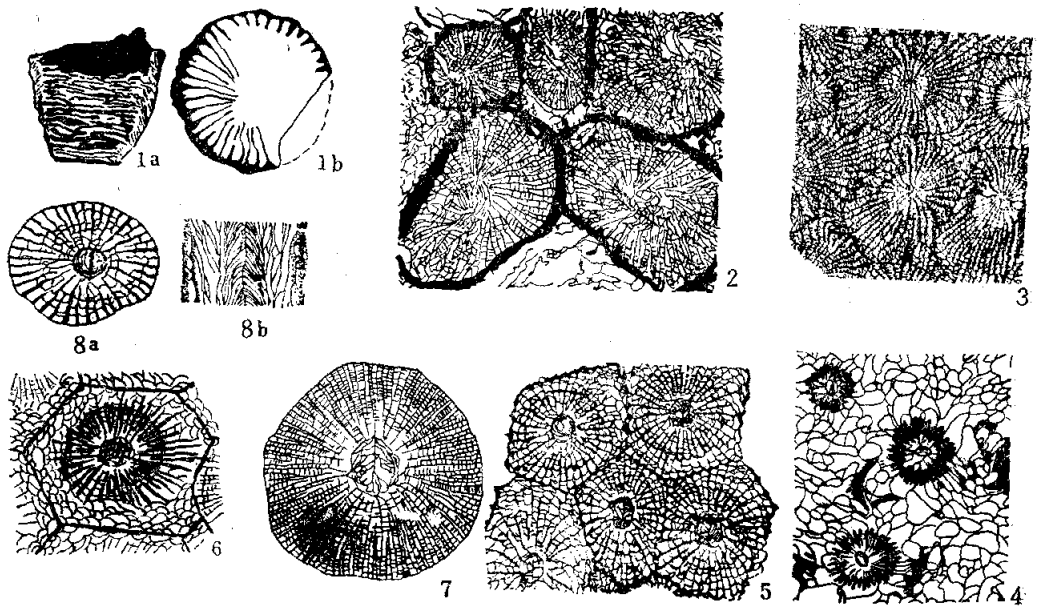


图 9—20　柱珊瑚目、扭心珊瑚目代表属

1a、1b—*Amplexoides appendiculatus* (Lindstrom)，纵、横切面，×1.5，S；2—*Endophyllum abditum* Edwards et Haime，横切面，×1，D_2；3—*Hexagonaria hexagona* (Goldfuss)，横切面，×2，D_2；4—*Chusenophyllum asteroidea* Tsen，横切面，×2.4，P_1；5—*Ipciphyllum ipic* Hudson，横切面，×2，P_1；6—*Wentzellophyllum kueichowense* (Huang)，横切面，×3，P_1；7—*Iranophyllum splendens* Douglas，横切面，×2，P_1；8—*Waagenophyllum indicum* (Waagen et Wentzel)，个体纵、横切面，×8，P_2（以上1—4，6属柱珊瑚目，5，7，8属扭心珊瑚目）

3．泡沫珊瑚目　晚奥陶世以*Sinkiangolasma*（新疆刺隔壁珊瑚）较常见。志留纪以*Tryplasma*（刺隔壁珊瑚）（图9—21，1）、*Cystiphyllum*（泡沫珊瑚）（图 9—21，2）、*Rhizophyllum*（根珊瑚）（图9—21，4）等发育。泥盆纪时“似泡沫珊瑚类”很发育，例如*Nardophyllum*（厚斜壁锥珊瑚）（图9—21，5）等，但分类位置尚有争论。此外有特化类型珊瑚如*Calceola*（拖鞋珊瑚）（图9—21，3）。

（八）四射珊瑚演化趋向

1．构造类型复杂化　由单带型→双带型→三带型，这是一个重要的演化方向，但不是所有的类别都能演变到三带型。不同类别演变不一，如扭心珊瑚类的鳞板或泡沫板从无到有，由窄变宽；中柱一般从简单到复杂，但某些类群在发展后期可出现简化，尤其是一些二叠纪珊瑚。

2．外形变化　一般与生态有关，块状复体珊瑚的间壁，往往从完整→部分消失→全部消失。如*Wentzellophyllum*（似文采尔珊瑚）→*Polythecalis*（多壁珊瑚）→*Chusenophyllum*（朱森珊瑚），后者间壁全部消失。

3．骨骼微细构造的演变　一般由层状组织到纤状组织，从简单到复杂，在泡沫珊瑚目表现最为明显。另外一些石炭、二叠纪的珊瑚，隔壁微细构造由层状变为羽层状，如

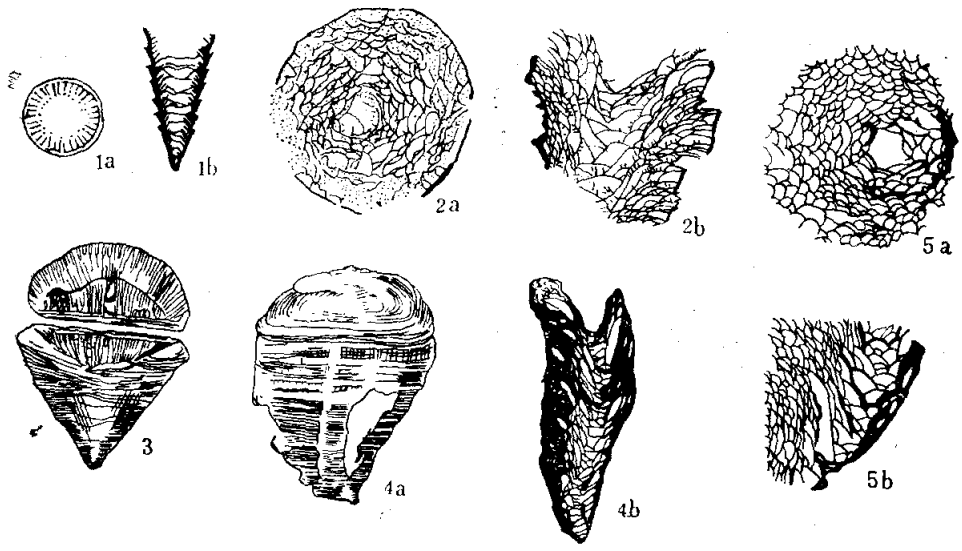


图 9—21 泡沫珊瑚目代表属

1a、1b—*Tryplasma* sp.，横纵切面，×1，S_1；2a、2b—*Cystiphyllum siluriense* Lonsdale，横、纵切面，均×1.4，S_1—S_2；3—*Calceola sandalina*(Linné)，个体及萼盖，×1，D_2；4—*Rhizophyllum gotlandicum*(Roemer)，4a，外形，×1，4b.纵切面，×1，S_2；5a、5b—*Nardophyllum marginatum* (Wedekind)，横、纵切面，×1，D_2

Caninia（犬齿珊瑚）。

七、异珊瑚目(Heterocorallia)

（一）概述及硬体构造特征

异珊瑚是一类小型圆柱状或棱柱状单体珊瑚，偶有分枝状复体，个体直径一般为0.3—2mm。骨骼构造简单，内部只有隔壁和横板。Schindewolf, O. H.（1940）认为异珊瑚具

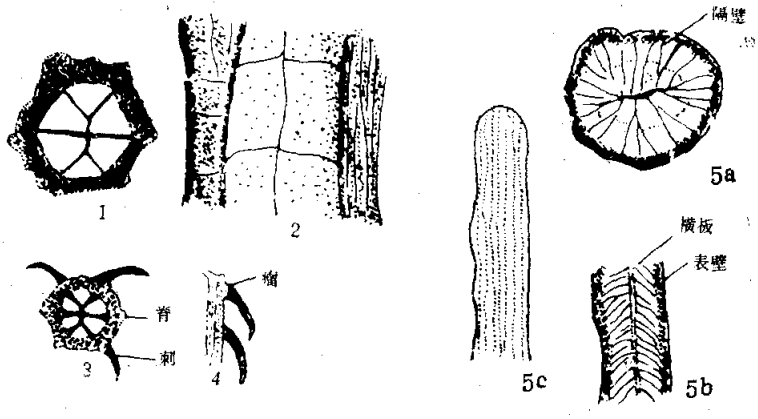


图 9—22 异珊瑚化石代表

1,2—*Hexaphyllia mirabilis* (Duncan)，1,横切面，×9,2,纵切面×12,C_1；3,4—*Hexaphyllia* sp.，横纵切面的一部分，放大，示钩状刺，C_1；5—*Heterophyllia* sp.，5a，横切面×2,5b，纵切面，×1，5 c，个体表面，×1，C_1

四个原生隔壁，相当于四射珊瑚的主、对及侧隔壁，后生隔壁仅在原生隔壁分叉的四个部位插入，其中有两个相对应的侧部，后生隔壁发育较多。所有隔壁在轴端相连。隔壁基端常凸出灰质壁外而形成脊、瘤或刺状构造（图9—22,3、4）。灰质壁是由横板两侧下垂部分和灰质壁加厚带组成（图9—22,3、4）。异珊瑚类个体纤细，有的体表具钩状刺，推知可附着于海藻等物营假浮游生活。因此，异珊瑚化石在世界各洲分布很广。另一类个体较大（最大直径达 15 mm）。体表无刺的异珊瑚营固着底栖生活。异珊瑚时代分布过去认为是晚泥盆世至早石炭世。近年来在我国云南文山下泥盆统和华北晚石炭世太原组中均有发现。

（二）异珊瑚的分类位置和化石属例

关于异珊瑚类的分类位置仍有争议，一般将其视为四射珊瑚亚纲中的一个目。Hill. D.（1981）把它作为四射珊瑚亚纲中一个有疑问的目，重要化石代表有 *Hexaphyllia*（六隔异珊瑚），*Heterophyllia*（异珊瑚）等（图 9—22）。

八、横板珊瑚亚纲(Tabulata)

（一）横板珊瑚主要特征及时代分布

横板珊瑚多数具发育的横板，因而得名。它最早出现于晚寒武世，在晚奥陶世至早二叠世繁盛，至晚二叠世大多绝灭，少数残存于中生代。世界广布。

这类珊珊主要特点有三：一是横板发育，而隔壁多不发育；二是均为复体，由出芽或分裂繁殖而成；三是个体一般较小，个体间多具联接构造或共骨。

（二）复体外形及硬体基本构造

1. 复体类型　可分块状、丛状和蔓延状复体。后者个体紧附于固着物，多组成网状，个体末部向上伸起，如喇叭孔珊瑚（*Aulopora*）（图 9—27,1）。块状复体外形多样，有球状、半球状、不规则结核状、铁饼状和皮壳状等。丛状复体可分为：（1）笙状，个体间由联接管连接；（2）分枝状，个体间不平行；（3）链状，由个体侧向连接，有的具中间管（9—27,6）。

2. 联接构造　是沟通个体内腔或使个体间相互连接的一种特征构造，可分三类（图9—23）：（1）联接孔，在某些块状复体中发育，孔为圆形或椭圆形，沟通相邻个体，可分为角孔与壁孔，前者分布在个体的棱角上，后者分布在个体的体壁上；（2）联接管，

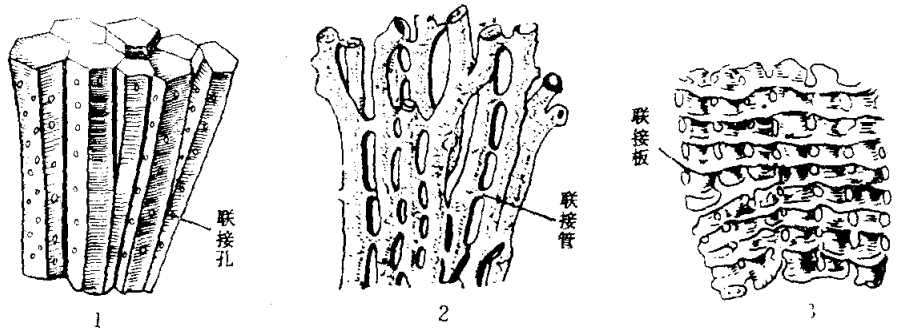


图 9—23　横板珊瑚块状、丛状外形及联接构造
（综合引用）
1—块状；2、3—丛状

在某些丛状复体中发育，连接相邻个体，其外形呈水平管状；（3）联接板，一般呈水平分布，是由两种构造组成，即体壁上环状排列的壁孔和个体之间相连的水平板。如束珊瑚属（*Sarcinula*）。

3．横列构造　包括横板、泡沫板等，完整横板可水平、倾斜或下凹，漏斗状横板是一种特殊类型。有时横板中部下弯、上下相连形成轴管（图9—24）。不完整横板彼此交错或呈泡沫状。边缘泡沫板只在高级属群中才发育。

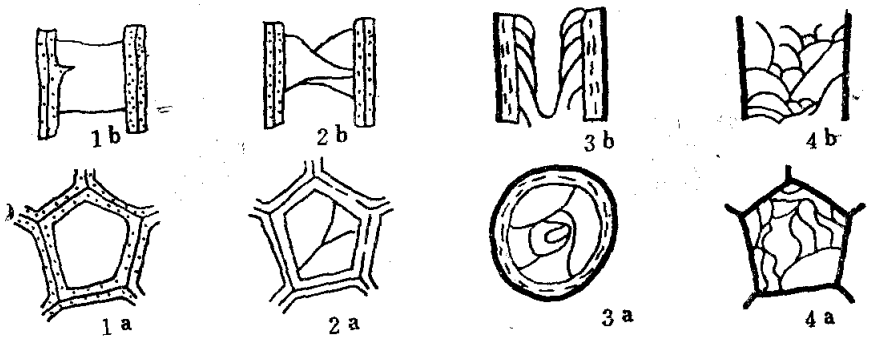


图 9—24　横板珊瑚的横板类型
（引用）
1—完整横板；2—不完整横板（交错状）；3—漏斗状横板；4—泡沫状横板

4．隔壁构造　在横板珊瑚分类上有重要意义。板状隔壁（隔板）并不多见，通常发育分散和长短不定的隔壁刺（图9—25，1）。此外还有隔壁脊、隔壁鳞片等（图9—25，2，4）。隔壁鳞片比较独特，呈舌状延伸，往往位于壁孔上方，如*Squameofavosites*（鳞巢珊瑚）（图9—25，2）。

5．轴部构造　横板珊瑚不具中轴，仅在*Billingsia*属中见及。在日射珊瑚类中，有的轴部构造是由隔壁内端扭结而成。

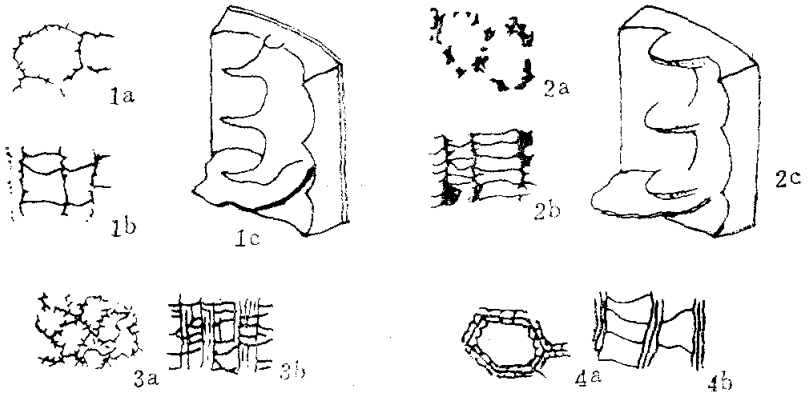


图 9—25　横板珊瑚的隔壁类型
1a，1b—隔壁刺；1c—隔壁刺示意图；2a，2b—鳞片状隔壁；2c—鳞片状隔壁示意图；3a，3b—隔板；4a，4b—隔壁脊
（图中a，b分别为横，纵切面，均引用）

（三）横板珊瑚分类及代表属例

苏联学者索科洛夫（B. S. Sokololv, 1955）把横板珊瑚（广义）分为横板珊瑚亚纲与日射珊瑚亚纲。此外将刺毛珊瑚类列入水螅纲。1971年，索科洛夫根据日射珊瑚类中发现联接构造（联接孔），因此将该类归入横板珊瑚亚纲。

欧美学者过去一般把横板珊瑚类（狭义）、日射珊瑚类、刺毛珊瑚类统归入横板珊瑚（Tabulate）。D. Hill（1981）的分类中，把横板珊瑚目提升为亚纲，下分6个目（后详）。

我国珊瑚学者林宝玉等（1988）根据近年来国内外有关报道，在刺毛珊瑚类和日射珊瑚类均发现联接孔，因此，同意把横板珊瑚、日射珊瑚、刺毛珊瑚这三类统归入横板珊瑚型珊瑚亚纲。

本书基本采用希尔（1981）的分类，现将各主要目特点及属例简述之。

.1 刺毛珊瑚目（Chaetetida） 时代分布自奥陶纪至中生代，少数残存到中新世绝灭。复体块状，分裂繁殖，个体小，横切面一般为多角形，有时为脑纹状，体壁微细构造为羽榍组成。古生代的刺毛珊瑚类体壁大多数连续，未见壁孔。中生代刺毛类有的具连接孔（角孔或壁孔）。个体中常见假隔壁突起，为母体分裂繁殖的产物（一分为二）如 *Chaetetes*（刺毛珊瑚）（图9—26,1）。另一类母体分裂不完全，横切面上形成脑纹状，如 Chaetetipora（管刺毛珊瑚）（图 9—26,2a）。

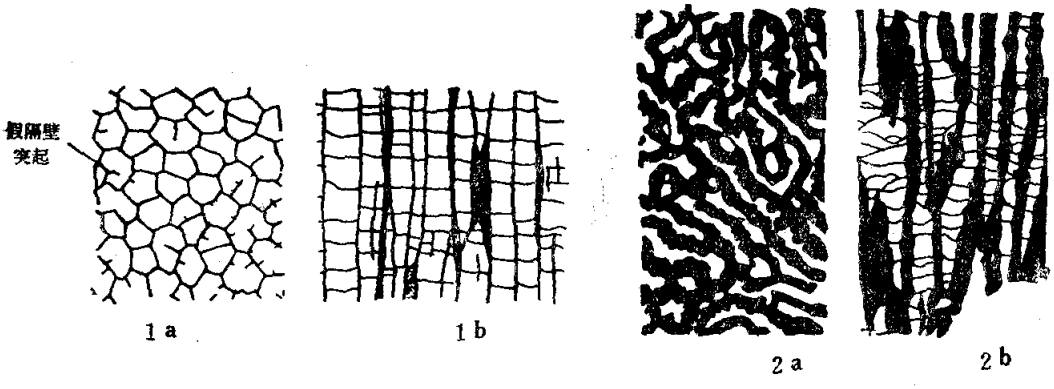


图 9—26 刺毛珊瑚目化石代表

1—*Chaetetes giganteus* Sokolov，横、纵切面，×5，C_2；2—*Chaetetipora elegania* Struve，横、纵切面，×4.5，C_1 晚期

2. 蜂巢珊瑚目（Favisitida） 中奥陶世至晚二叠世，少数见于中生代。块状复体，外形多样，个体横切面为多角形、圆多角形、半圆形等。具联接孔（角孔或壁孔），隔壁构造有隔板，一般具隔壁刺或脊。分为三个亚目，各亚目主要特征及举例如下。

（1）蜂巢珊瑚亚目（Favositina） 个体横切面多角形，具角孔和隔壁刺的如 *Palaeofavosites*（古蜂巢珊瑚）（图 9—27,1）。具壁孔（排列整齐）、隔壁刺和横板发育的如 *Favosites*（蜂巢珊瑚）。

（2）灌木孔珊瑚亚目（Thamnoporina） 复体为分枝的丛块状，个体先向上、后向侧部呈扇状分布，在轴部体壁薄，一般在边部增厚，具联接孔，如 *Thamnopora*（灌木珊瑚）。

（3）槽珊瑚亚目（Alveolitina） 复体有皮壳状，不规则结核状等；萼部常与表面斜交，其形状有三角形、半圆形、裂隙形等；隔壁刺发育。代表属例 *Alveolites*（槽珊瑚）（图 9—27，9）。

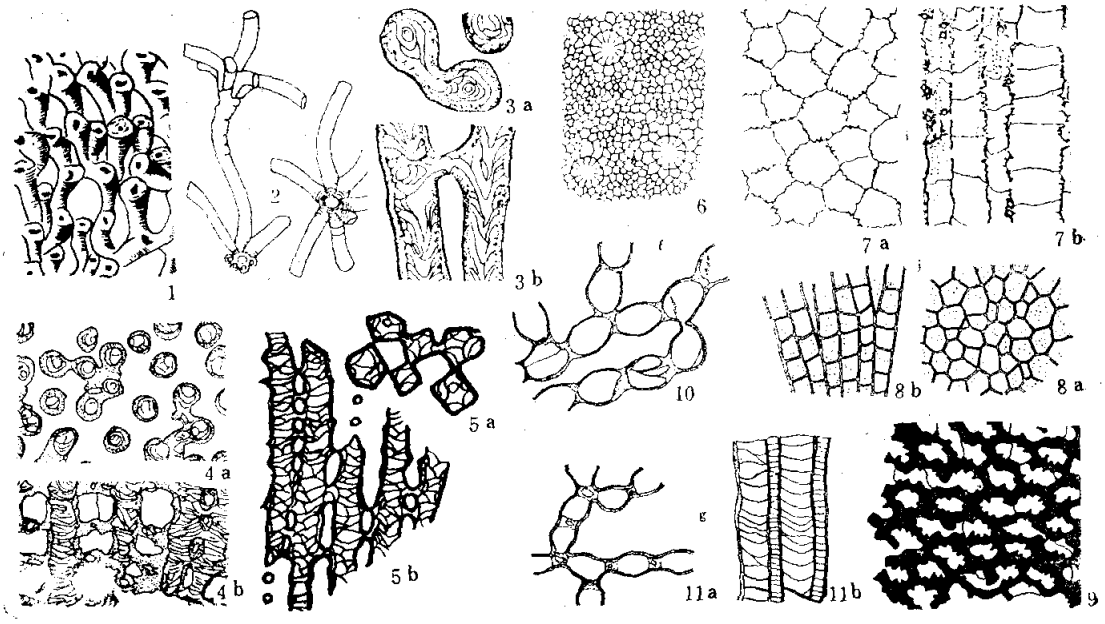


图 9—27 横板珊瑚各目主要代表属

1—*Aulopora macrostoma* Fischer von Waldheim 外形，×2；2—*Romingeria* sp.，外形，×2，D_3；3a，3b—*Syringopora* sp.，横、纵切面，×3，C_1；4a，4b—*Thecostegites* sp.，横纵切面示联接板，×4，D_2；5a，5b—*Hayasakaia elegantula* (Yabe et Hayasaka)，横、纵切面，×2.5，P_1；6—*Heliolites* sp.，横切面，×5，S_3；7a，7b—*Palaeofavosites corrugatus* Sokolov，横纵切面，×4.5，S_3；8a，8b—*Lichenaria* sp.，横、纵切面，均×3，O_2；9—*Alveolites suborbicularis* Lamark，横切面，×8，D_2；10—*Catenipora* sp.，横切面，×4，S_3；11a，11b—*Halysites catenularia* (Linnc')，横、纵切面，×2，S_2

3．喇叭孔珊瑚目（Auloporida） 复体分枝，外形多样，联接管可有可无，个体中具横板或无。本目可分两大类：一类以喇叭孔珊瑚超科为代表，分布于早奥陶世至晚二叠世。个体通常呈匍匐状或附着它物生长，无联接构造，常缺乏横板。代表属例 *Aulopora*（喇叭孔珊瑚）（图 9—27，1），*Romingeria*（罗明格珊瑚）（图 9—27，2）。另一类属于笛管珊瑚超科（Syringoporicae），有的学者将其提升为笛管珊瑚目（Syringoporida），时代分布：中奥陶世至二叠世。代表属例 *Syringopora*（笛管珊瑚）（图9—27，3），*Hayasakaia*（早坂珊瑚）（图 9—27，4）。

4．束珊瑚目（Sarcinulida） 时代分布：中奥陶世至中泥盆世。复体多角状或部分分枝状，个体间具联接板，隔壁脊发育，由单羽榍组成，代表属 *Thecostegites*（套板珊瑚属）（S_3—D_3），（图 9—27，4）。

5．日射珊瑚目（Heliolitida） 中奥陶世至中泥盆世，复体块状或链状，个体中有12个隔壁（隔板、脊、刺），横板一般完整。据外形及构造特征可分二亚目：

（1）日射珊瑚亚目（Heliolitina） 复体块状，共骨管状、泡沫板，或单羽榍组成，一般有完整的横板。代表属：具泡沫状共骨，个体无体壁的如 *Plasmoporella*（似网膜珊

瑚)；共骨为小管，隔壁刺为12列的如 *Heliolites*（日射珊瑚）（图9—27,6)。

（2）链珊瑚亚目（Halysitina）复体横切面为网状，个体排列为链状（单排或多排)，个体间可以有窄少的共骨管（中间管)，如 *Halysites*（链珊瑚）（图9—27,11)，无共骨管的如，Catenipora（镞珊瑚)(图9—27,10)。

（四）横板珊瑚类的演化趋向

横板珊瑚演化趋向表现在以下几方面：

1．横板的出现及其复杂化　一些古老种类无横板，后来出现完整横板，再由完整横板→不完整漏斗状横板（如 *Syringopora*)→体腔边缘具泡沫带，如Chia（计氏管珊瑚)，这是横板珊瑚主要演化趋向之一。

2．联接孔由角孔到壁孔　蜂巢珊瑚目的一些古老属种仅有角孔，以后演化到具角孔和壁孔，如 *Mesofavosites*（中巢珊瑚)，再演化到壁孔如 *Favosites*。这是蜂巢珊瑚类一种普遍的演化趋向。同时联接孔的排列，由规则（如 *Favosites*)→不规则（如 *Protomichelinia*)。

3．隔壁构造的复杂化　由隔壁刺演化为鳞片状隔壁，如 *Squameofavosites*（鳞巢珊瑚)（图9—25,2)。

4．体壁由薄变厚　在蜂巢珊瑚目中表现最突出。厚体壁一般从中志留世晚期开始出现，泥盆纪时常见，如 *Pachyfavosites*（厚巢珊瑚)。

九、六射珊瑚亚纲——石珊瑚目(Scleractinia)

（一）概述

石珊瑚目具钙质骨骼，有复体和单体，隔壁数常为6的倍数。原生隔壁6个，但几乎同时产生（轮生)。后生隔壁分若干级，均为轮生，在先形成的两个隔壁之间插入。三级以上隔壁往往发育不全，如果是椭圆形萼部，往往在伸长方向部位隔壁发育较多。石珊瑚目隔壁一般级数多，但横列构造多不发育。

（二）石珊瑚目的硬体外形

复体有多角状、树枝状、笙状，比较特殊的是融合状和脑纹状（图9—28)，前者个体间以隔壁脊或共骨组织相连，后者是母体分裂繁殖不完全，许多相邻个体相连构成脑纹状。单体珊瑚以直锥状较常见，其它有圆盘状、蕈状等。

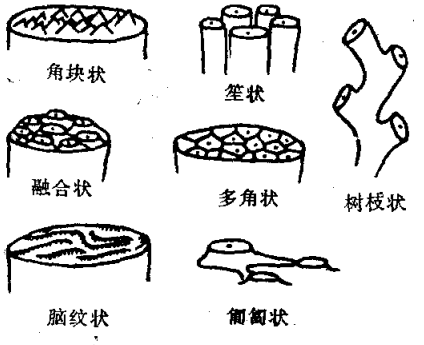


图 9—28　硬体珊瑚复体外形
（引自 J. W. Wells, 1956,稍修改)

（三）硬体基本构造

1．外壁　可分四种类型（图9—29)：（1）原生外壁—即珊瑚体的表壁（epitheca)，包围隔壁外端，其内又为灰质加厚形成；（2)隔壁外壁—为隔壁外端灰质加厚彼此联接形成；（3)拟外壁—个体边部鳞板密集形成；（4)联板外壁—由一列或数列简单或复杂的联板围合而成。

2．隔壁　六射珊瑚隔壁增长、隔壁发生顺序和数目通常为6/6/12/24/48/……，即以

6 的倍数增长……，但也有少数是 8 或 10 的倍数增长。由于隔壁羽栉排列的多样性，各类形态不一，构成隔壁上缘和侧缘有各种装饰，如串珠状、锯齿状、裂片状等，在分类上具有意义。

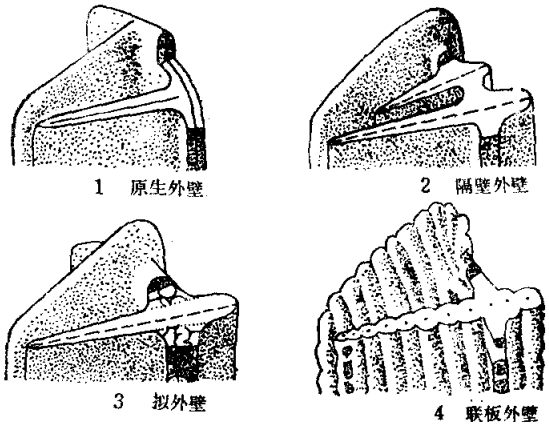


图 9—29 石珊瑚的外壁类型
（据 J. W. Wells, 1956）

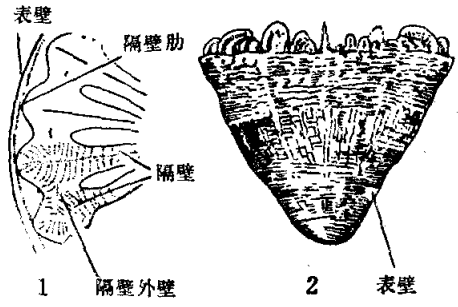


图 9—30 石珊瑚 *Trochocyathus* 硬体的基本构造
（据 J. W. Wells, 1956）
1—壁部横切面（部分）；2—珊瑚体侧视，示表壁与隔壁肋

3．隔壁肋（costa） 隔壁凸出于珊瑚壁外的脊状部分（图 9—30，1）。

4．轴柱及其类型 石珊瑚目的轴柱指个体中央具中轴或多孔状或脊突状轴部构造，可分三种（图9—31）：（1）海绵状轴柱—由隔壁内端羽栉分离在轴部相互交错或由不规则壁柱相互卷曲而成；（2）柱状轴柱—某些长隔壁内端在轴部相交，并为灰质所加厚而成；（3）板状中轴—与四射珊瑚的中轴相似。

5．壁柱（pali）和壁柱叶片 均是隔壁内端分离出来的一种次生构造，前者可形成不同轮次壁柱，后者（壁柱叶片）即隔壁内缘羽栉分离形成的裂片，排列不规则（图9—32，2）。

6．联板 隔壁侧面上具有许多横靶或横条（图 9—32，1），相邻隔壁被联板连接，简单或复杂。

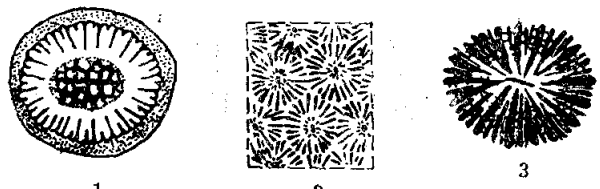


图 9—31 石珊瑚轴柱类型
1—海绵状轴柱；2—柱状轴柱；3—板状轴柱（引用）

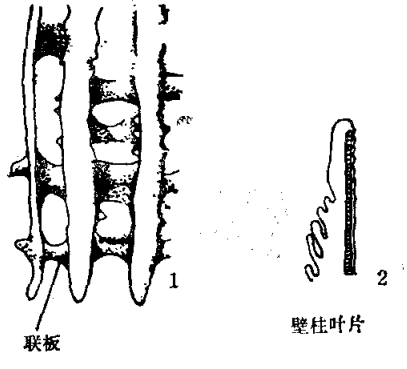


图 9—32 联板（1）及壁柱叶片（2）
（据J. W. Wells, 1956）

7．横板或鳞板　与四射珊瑚的横板、鳞板相同，但鳞板可位于隔壁之间，也可在复体珊瑚的隔壁肋之间发育。

（四）石珊瑚的分类及属例

据 Vaughan 和 Wells(1943)的分类，分为五个亚目，主要根据隔壁数多少，隔壁及轴柱类型，是否具联板等，各亚目列表如下：

表 9—2　石珊瑚目五亚目特征对比

亚目名称	隔壁数多少	隔壁性质及边缘特征	轴柱类型	联板
共星珊瑚亚目 (Astrocoeniina) T_3—Rec.	少 (6—8个)	隔壁边缘串珠状，隔壁面上具粒状突起	柱状或板状中轴	无
石芝珊瑚亚目 (Fungiina) T_3—Rec.	多	隔壁穿孔发育，边缘齿状	一般无轴柱，有的具海绵状	多具联板
树珊瑚亚目 (Dendrophylliina) T_3—Rec.	少—多	隔壁板状，少有穿孔，边缘光滑	海绵状	具联板
巢珊瑚亚目 (Faviina) T_3—Rec.	较多	隔壁板状，边缘齿状	一般不发育	无联板，但横板或鳞板发育
核果珊瑚亚目 (Caryophyllina) J—Rec.	较多	隔壁板状，无穿孔，边缘光滑	多具轴柱，常具海绵状轴柱	无联板

各亚目化石属例：共星珊瑚亚目有 *Actinastrea*（珠星珊瑚），*Thamnasteria*（灌木星珊瑚）（图 9—33,4），*Stylocoenia*（柱共珊瑚）（图 9—33,3）Stylosmilia（柱剑珊瑚）（图 9—33,2）；石芝珊瑚亚目有 *Isastrea*（等星珊瑚）（图9—33,1），*Fungia*（石芝）等；树珊瑚亚目代表属有 *Endopachys*（内厚珊瑚）（图 9—33,7）；巢珊瑚亚目有 *Montivaltia*（高壁珊瑚）（图9—33,5）、*Thecosmilia*（剑鞘珊瑚）（图9—33,6）；核果珊瑚亚目有 *Caryophyllia*（核果珊瑚）（图 9—33,10）、*Paracyathus*（拟杯珊瑚）（图 9—33,8）、*Cyathoceras*（角杯珊瑚）（图 9—33,9）等。

十、珊瑚的生态

珊瑚动物全为海生，一般生活于 180 m 深度以内温暖正常浅海里，少数可生活在深海低温环境。石珊瑚目按生态可分两类：1.共生型珊瑚（hermatypic coral），或称造礁型珊瑚多为复体；2. 非共生型珊瑚（ahermatypic coral）为单体。在造礁型珊瑚的珊瑚虫内胚层中，有互惠共生的单细胞虫黄藻，据研究这种藻类对现代珊瑚虫生长和新陈代谢有促进作用，并有助于分泌碳酸钙骨骼（文石晶系）和促使珊瑚骨架的快速成长。造礁型珊瑚其生态适应性很窄，需要20—30℃的水温，正常盐度和清洁的海水，不能有过多泥砂，水深一般不超过 100 m。而在水深 20 m 左右，水温25—29℃的清澈动荡环境，珊瑚

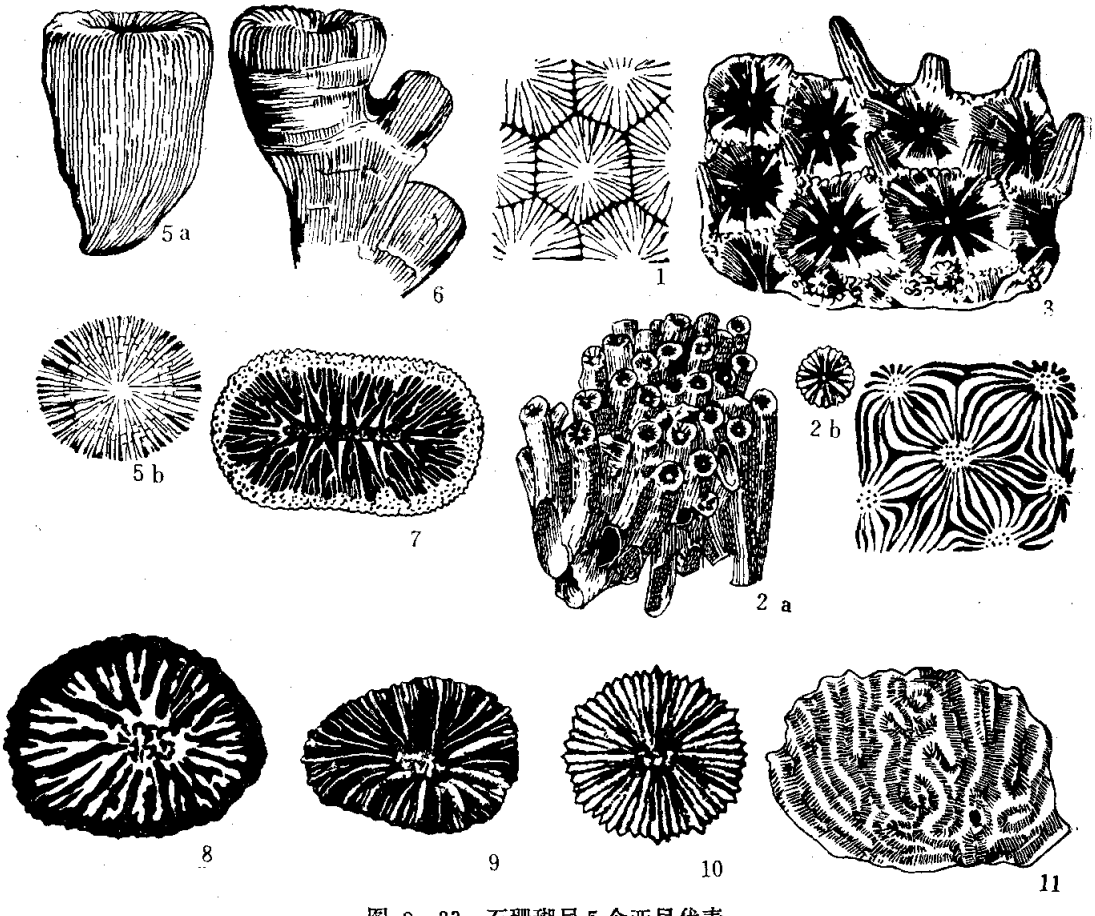


图 9—33　石珊瑚目 5 个亚目代表

1—*Isastraea explanata*(Goldf.)，横切面，×4，J_3；2a—*Stylosmilia suevica* Becker，外形，×1，J_3；2b—*S. michelini* Edwards et H.，横切面，×2，J_3；3—*Stylocoenia emarciata*(Lam)，外形，×5，M. Eoc.；4—*Thamnastrea arachnoides* (Park)，横切面，×5，J_3；5a，5 b—*Montlivaltia dispar* (Phill)，a. 外形，b. 横切面，×2，J_3；6—*Thecosmilia annalaris* (Fleming)，外形，×1，J_3；7—*Endopachys maclurii* (Lea)，横切面，×2，M. Eoc.；8—*Paracyathus kanpaensis* Wu，横切面，×3，K_2；9—*Cyathaceras diomedeae* Vaughan，横切面，×1，Rec. 10—*Caryophyllia bukowskii* Jussen，横切面，×1.5，Plio.；11—*Leptoria* sp.，外形，×1，Rec.

礁最为发育。因此现生的造礁珊瑚只分布在赤道南北28°纬度之间的温暖浅海中。据推知古生代造礁珊瑚的生态环境与现代造礁珊瑚类似，同时具有一定的分布规律，可用以推断各时期的赤道位置，从而为大陆漂移、板块学说提供重要的古生物证据。

非造礁型珊瑚，多为单体单带型珊瑚，其生态适应性较广。

北美加拿大等地区泥盆系中均发现一些大型的珊瑚礁油气田，其形成和富集与珊瑚礁有关。我国南海新生代珊瑚礁也首次发现气油藏，因此对珊瑚古生态和珊瑚礁的研究在古生物学、地质学上和油气田勘探中均具有重要意义。

第十章　蠕虫动物(Vermes)

一、概　述

蠕虫动物包括许多动物门类，如绦虫、蚯蚓、多毛虫等等。身体一般成长条形，无骨骼，但有发达的皮肤肌肉囊，活动时借皮肤肌肉的收缩蠕动行进，为其命名由来。由于该类动物缺乏硬体，在地层中多保存为遗迹化石或其软体印痕，尽管其地层意义不大，但对研究古生态环境，分析沉积相等均有较大意义。在生物学方面，由于蠕虫动物三胚层和体腔的发展，在动物界演化中占有十分重要的位置。

二、蠕虫动物主要特征及其进化意义

1．身体两侧对称　是无脊椎动物进化的主要方面之一。这是长期适应和进化，身体沿着一定方向运动的结果。蠕虫动物身体不但两侧对称，而且明显地分化为背面和腹面，前端与后端，神经系统和感觉器官逐渐向前集中，同时为前端分化出脑创造了条件。

2．中胚层产生　为组织器官的分化及动物有机体结构整体性提高提供了必要的基础，使动物达到器官系统水平。同时，中胚层形成间质（柔软组织）充满蠕虫体内空间，间质不仅有再生的能力，而且能贮藏水份及营养物质，大大提高了动物适应环境的能力。

3．体腔的产生　体腔是指消化管与体壁之间的空腔，其中容纳内脏器官及体腔液。体腔的出现是后生动物演化史上的一次重大进步，使内脏器官能处于一种相对稳定的内在环境之中。从无体腔发展为假体腔（原生体腔，即囊胚腔遗留下的空腔）再进化到真体腔（次生体腔，是中胚层细胞分裂产生的空腔）（图 10—1，2，3）。

4．身体分节　较高等的蠕虫动物如环节动物门身体分节，由即许多体节组成。其躯

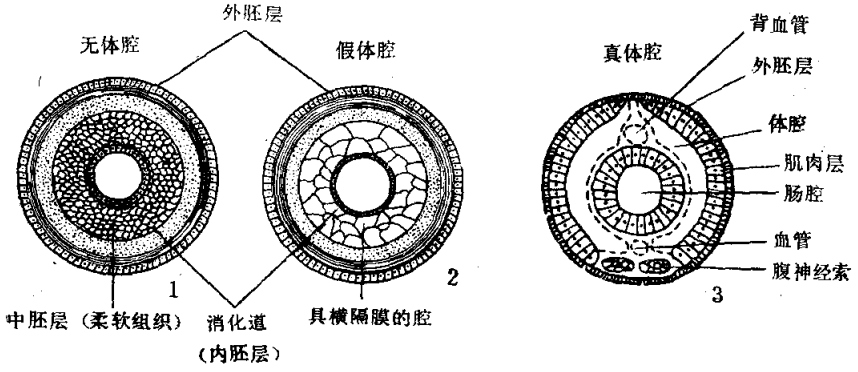


图 10—1　蠕虫横切面的三种主要类型

（1、2引自 B. Ziegler，1972；3.引自江静波等，1965，简化）

1—无体腔；2—假体腔；3—真体腔

干部由若干形态和机能相似的体节组成，称同律分节，各体节不全相似称异律分节。分节现象的出现是动物形态结构和生理分工进步的象征。

三、蠕虫动物各主要门类特征及化石保存

1．无体腔动物（Acoelomates）

主要包括扁形动物门（Platyhelminthes）、纽虫动物门，身体均不分节，无体腔。扁形动物门生活于海水、淡水、陆地或寄生。该类代表有真涡虫（图 10—2,1），血吸虫等。化石很稀少，在石炭纪、二叠纪和第三纪的昆虫体中曾发现寄生的扁形动物。

2．假体腔动物（Pseudocoelomates）

这是一群庞杂的动物，包括 5—6 个门类，但各家的分类不统一，一般包括三个门类。1）袋虫动物门（Aschelminthes）、又称线虫动物门（Nemathelminthes），身体不分节或仅具环纹，如蛔虫（图 10—2,5）。这类动物生活于海水、淡水或陆地寄生，化石很稀少。2）棘头动物门（Acanthocephala），全为寄生。体表具环纹，有假分节现象（图10—2,4），化石稀少。3）内肛动物门（Entoprocta），群体固着水生，具触手环，上有纤毛，触手环内是口和肛门。过去一般把它列入苔藓动物门的内肛纲，但内肛动物具假体腔，与真正的苔藓动物有本质上的区别。本门代表有海花柄（*Pedicellina*）（图10—2 2），*Loxosoma*（图 10—2,3）。

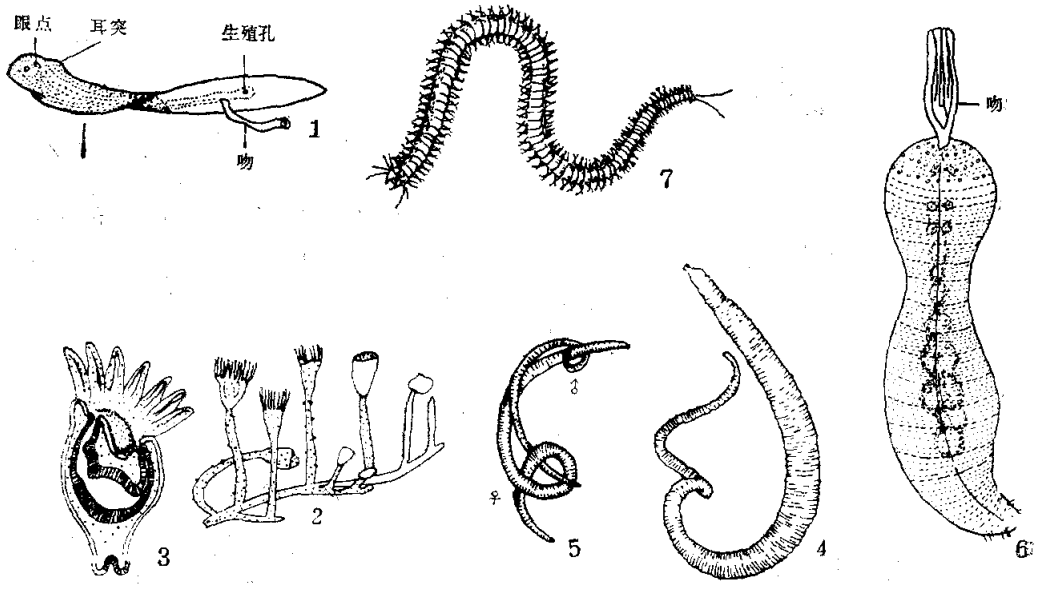


图 10—2　蠕虫动物各主要门类代表

（引自各家）

无体腔扁形动物门：1—真涡虫（*Eulanaria*）；具假体腔，内肛动物门：2—*Pedicollina*（群体一部分）3—*Loxosoma* 切面（放大）；棘头动物门：4—巨吻棘虫（*Macarcanthorthnchus*）；线虫动物门：5—蛔虫（*Ascaris*）；具真体腔的螠门：6—*Pinuca*；环节动物门：7—沙蚕（*Nereis*）

3．具真体腔的蠕虫动物—包括环节动物门、螠门等。

本章只讲述环节动物门，因该类化石较多，具有一定的地层和地质意义。

四、环节动物门(Annelida)

（一）一般特征及分类

环节动物是蠕虫动物中高等类群。多数种类具疣足或刚毛以司运动。内脏器官发达，并位于真体腔内。大部分为水生底栖或游泳。少部分陆生或寄生。环节动物遗体化石很少，但虫颚和遗迹化石较丰富，从古生代到新生代均有代表。

主要根据环节动物的分节特征，疣足和刚毛的有无，可分为四纲：原环虫纲，多毛纲，寡毛虫纲、蛭纲。其中多毛纲的化石较多，其它三纲无化石或化石稀少，从略。

（二）多毛纲（Polychaeta）及虫颚化石（Scolecodonts）

多毛纲动物通常呈长圆形，分节明显。每个体节具一对疣足和簇生的刚毛。大多数为海生。游走多毛类的几丁质颚器可保存为化石叫虫颚化石，它是由一些参差不齐的颚片（板）所组成，黑色或黄褐色，有光泽，颚片微小，一般从50微米到几毫米，其形状及排列变化大，因种而异。现生代表如沙蚕（*Nereis*）（图10—2,7）的吻前有一对黑色几丁质大颚，具侧齿。

虫颚化石，在地层中多呈分散的颚片保存，但有的呈自然组合状态的虫颚群集，如泥盆纪的 *Paulinites*（图10—3,2）。它们类似于牙形石（Conodonts）的化石群集，但成分结构与之不同，详见第十九章。虫颚自奥陶纪至新生代地层中均有分布，有些属种还具有地层分带意义。近年来，在我国西南地区和广西等地古生代地层中也发现有虫颚化石。

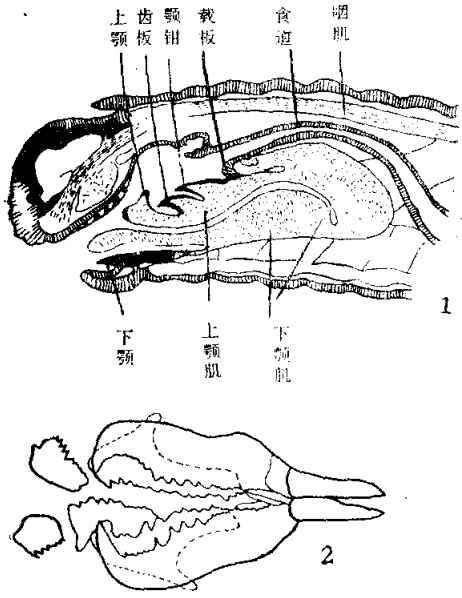


图 10—3　多毛类颚器与虫颚群集

（1.引用,2.引自 P. Tasch, 1980）

1—矶沙蚕（*Eunice*）前端纵切面示颚器部位及有关肌肉，现代；2—*Paulinites paranaensis* 虫颚自然群集，背视，放大，泥盆纪

（三）多毛纲的遗迹化石及管栖、孔穴化石

多毛纲蠕虫动物在地层中常留下生活活动痕迹，如爬迹、觅食迹、及排泄物等。有的

营管栖生活，如龙介虫（*Serpula*）（图 10—4，1a）。由虫体自身分泌的钙质虫管，常为不规则弯曲。常集聚成群、有时形成龙介虫灰岩块（图 10—4，1b），另一种常见的管栖化石是螺旋虫（*Spirorbis*），体长约 2 mm，自身分泌钙质螺旋管，常附着在腕足类或双壳类壳瓣上（图 10—4，2b）。

有的多毛类动物能潜入泥砂中挖掘各种孔穴、"U"形穴道，身栖其中，如 *Arenicola*（沙蚕）（图 10—4，3）。孔穴遗迹化石（图 10—4，4），在各时代地层中也常发现。

最早而可靠的多毛类躯体遗迹化石见于澳大利亚前寒武纪地层中的埃迪卡拉动物群。我国湖南震旦系灯影组上部也发现过这类化石印痕。

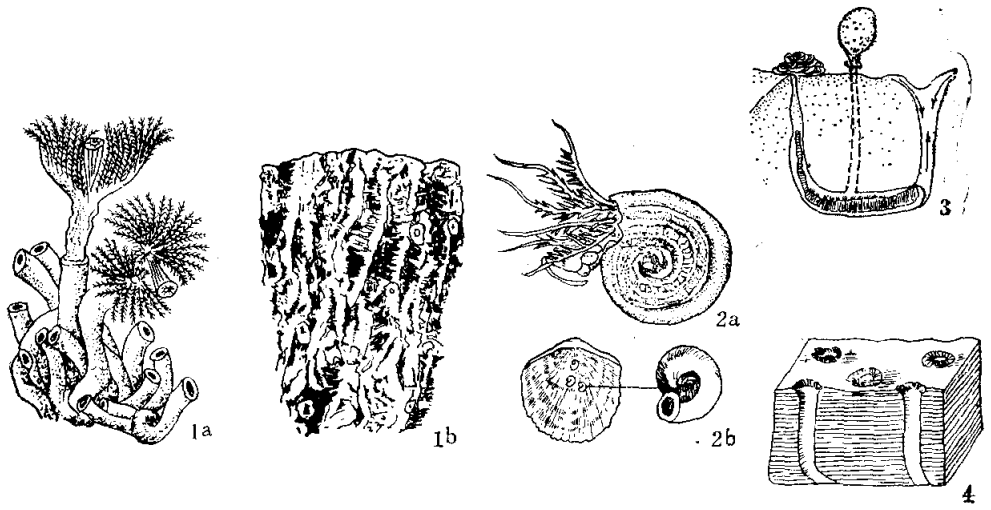


图 10—4　环节动物的管穴类代表及化石

（引自各家）

1a—现代龙介虫（*Serpula*）；1b—龙介虫管组成的灰岩（示意图）；2 a—现代螺旋虫（*Spirorbis*）；2 b—化石 *Spirorbis* 附着在腕足类壳上；3—现代沙蚕（*Arenicola*）；4—环节动物孔穴遗迹化石

第十一章　软体动物门(Mollusca)

一、一般特征及分纲

软体动物是无脊椎动物中种类众多的一个门类，它仅次于节肢动物，属第二大门类。它们分布广泛，生活适应能力强，陆上和海中均有代表，如蜗牛、田螺、河蚌、海螺、乌贼和章鱼等都是人们熟知的。

各类软体动物虽然形态习性差异较大，但基本特征相似，身体柔软而大部不分节，一般可分为头、足、内脏团和外套膜四部分。头位于身体前端，各类别发育程度有异，头部具口，除双壳类外，其它各类软体动物的口腔内具颚片和齿舌。足具发达的肌肉，常位于头后方身体的腹部，为行动器官，因生活方式的不同而有各种不同的形状。内脏团是各种内部器官所在之处，为动物躯体部分。外套膜包裹着内脏团，常分泌钙质的硬壳。由于外套膜形状随种类而异，所形成的硬壳形状亦各不相同，除大多数成年期腹足动物外，壳体为左右或两侧对称。

软体动物的水生者以鳃呼吸，陆生者多以外套膜内面密布的微血管进行呼吸。大多数软体动物雌雄异体，一般为卵生。

根据软体和硬壳形态等特征，本门动物可分为十个纲，即单板纲、多板纲、无板纲、掘足纲、喙壳纲、腹足纲、双壳纲、头足纲、竹节石纲和软舌螺纲。后面五个纲化石较多，地层意义较大，分别详述于后，其余各纲作一般介绍。

1．单板纲(Monoplacophora)　为软体动物中原始的一类。钙质单壳，常呈低锥状、匙状。壳口近圆形至近椭圆形。壳顶端钝或尖，常向前方作不同程度的弯曲。壳表饰有同心状纹饰或小瘤粒。壳体两侧对称，口在前方，肛门在后端，个体发育中软体未发生扭转。软体具有似分节的特点。肌肉固着于贝壳的内侧面而留下成对排列的肌痕（图11—1，1a，2b）。最早的单板类化石出现于寒武系，多底栖于浅海中，化石少。现代深海的 *Neopilina*（新笠贝）为本纲的活化石（图 11—1，3），有意义的是它的软体有似分节现象，从而认为软体动物与环节动物、节肢动物关系密切。

2．多板纲（Polyplacophora）　多板类是较原始的海生软体动物。身体椭圆形，背腹扁平，两侧对称。头在前端，圆柱形，中央有口，口内有齿舌。足在头部的后方，掌状，占腹面的绝大部分，为匍匐爬行之用。背面具八块骨板（少数七块），最前面的一块呈半月形称头板；最后一块呈元宝形，称为尾板；中间的六块板形态与构造较一致，称中间板。骨板由前向后作叠瓦状排列，可卷曲。本纲典型代表为石鳖 *Chiton*（图11—2）。

多板类全属海生，自潮间带至深海海底均有分布，常见于潮间带的岩石裂隙中，淡水或微咸水中不能生活。化石较少，常见为零散骨板。晚寒武世至现代。

3．无板纲（Aplacophora）　体似蠕虫状，两侧对称，无骨板或贝壳，体表披以带钙

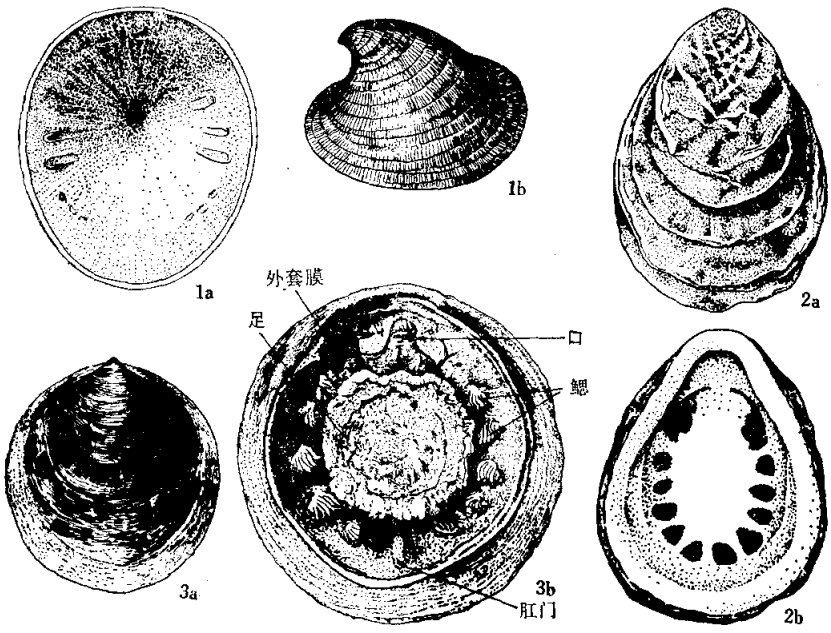


图 11—1 单板纲典型代表

(据 Knight et Yochelson, 1969)

1—1a. *Scenella* sp. 腹视，示肌痕，×3.5，$\in_2$；1b. *Scenella reticulata* Billings，背视，×2.7，$\in_1$；2—*Tryblidium reticulatum* Lindström，2a. 背视，2b. 腹视，示肌痕，×1.3，S_2；3—*Neopilina* (*Neopilina*) *galatheae* Lemche，3a. 背视，×1.6，3b. 腹视，×1.6，Rec.

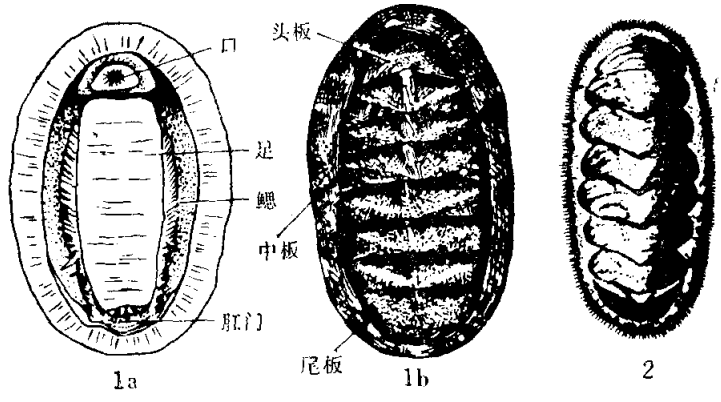


图 11—2 多板纲的典型代表

1—*Chiton*，1a. 腹视，1b. 背视，×1，Rec.；2—*Scanochiton jugatus* Senon，背视，×1，K_2

质针状棘的角质外皮。腹面中央常具一腹沟。口位于腹面前端。全为海生，无化石。现代。

4. 掘足纲 (Scaphopoda) 掘足类是两侧对称的海生软体动物，外壳呈长圆锥形，微弯曲。头部极不明显，仅在身体的前背部有个不能伸缩的吻，由吻两侧生出许多丝状头丝，司触觉及捕食；口具颚片和齿舌；足位于吻之下，呈圆筒状、铲状，有的呈三分裂状或盘状，伸出壳外，司挖掘泥沙及爬行之功能。无鳃，以外套膜代行呼吸 (图11—3,1)。

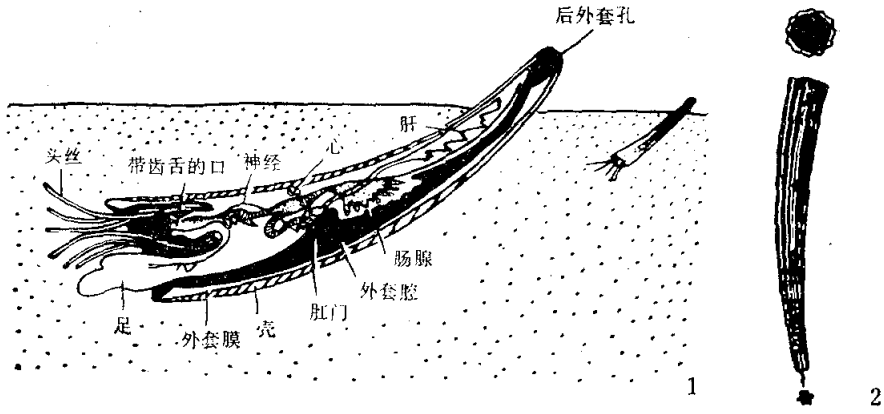


图 11—3 掘足纲基本构造及化石代表
（引自 Давиташвили）
1—掘足类构造（引自 U. Lehmann & G. Hillmer, 1980）；2—*Dentalium sexangulare*, N_2

壳的两端开口，前端口大，是吻、头丝和肉足伸出的孔；后端孔小，是生殖产物和废物的排出孔。壳面光滑或有横纹及纵脊。

掘足动物生活于潮间带至深海底，但大部分在30—80m的海底泥沙中挖穴而居。后端常伸到沉积物与水界面之上10mm。*Dentalium*（角贝）是本纲的典型代表（图11—3，2）。奥陶纪至现代。

5. 喙壳纲（Rostroconchia） 喙壳类是已绝灭的海生软体动物，它们在形态上最接近于双壳类，在壳体发育的最初阶段只有一个“生长原点”，形成一个原壳，以后再发育成为具有双壳形态的成年壳（图11—4，1）。其壳层连续地通过背部两侧，折转成双壳形，因此不像真正的双壳类那样有可活动的两壳背部接合线，是一类具有“假双壳”形态的单壳软体动物。壳表光滑或饰以放射状或同心状纹饰，没有韧带和铰合构造，具有与双壳类不同的肌肉系统（图11—4，2），有时在壳体前方伸出一喙壳，这些都是区别于双壳类的主要特征。

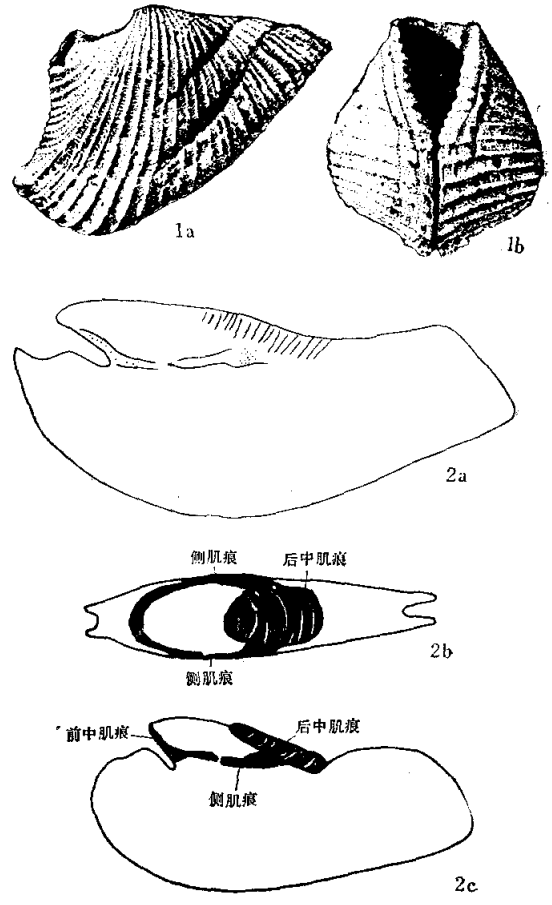


图 11—4 喙壳类外部形态和内部构造
（据 Pojeta et Runnegar, 1976）
1—示喙壳类的外部形态，1a. 侧视，1b. 腹视，示后部张开；2—示内部构造，2a. 示喙壳类内核，2b—c. 示壳内肌痕

喙壳类自寒武纪早期开始出现，此时壳体较小，前、后及腹部都张开，壳表无放射饰。到奥陶纪，这类生物得到了极大的发展，放射状壳饰发育，壳形更趋分化，并出现了喙壳的雏形。志留纪以后逐渐衰落，到二叠纪末灭绝。

二、腹足纲(Gastropoda)

（一）一般特征

腹足纲是软体动物中最大的一个纲，数量种类在动物界中仅次于节肢动物门中的昆虫纲，现代约有10万余种，分布很广，海水、半咸水、淡水及陆地均有，常见的如蜗牛、田螺、海螺等。

腹足动物由于营底栖爬行生活，头部发育，具发达的触角和眼。口内有齿舌，呈带状，是一条软体基膜上着生的许多排横列小齿，用于锉碎食物。齿的数目、排列与形状各不相同，为现代腹足动物分类的重要依据之一，但齿舌化石很少。足位于身体腹面，扁平状，为爬行器官，故称腹足动物。

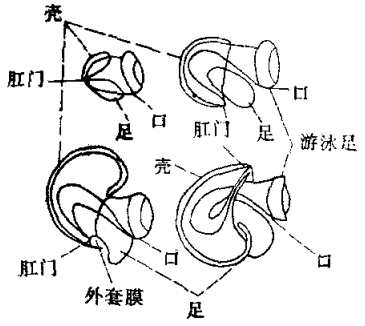


图 11—5 腹足动物个体发育中内脏囊发生扭转的顺序
（据达维塔什维里，1949）

腹足动物的软体在个体发育过程中发生扭转，形成扭转的内脏团和螺旋状的外壳，使身体左右不对称（图11—5）。

（二）形态构造

壳形 腹足类螺壳的形状多样，常见的有笠状壳、左右对称的平旋壳、壳轴短的盘形壳、壳轴较高的卵形、锥形及塔形壳(图11—6)。

定向 螺壳的定向为：将壳顶朝上，壳口面向观察者，壳口位于壳体右侧者为右旋壳（绝大多数），极少数位于左侧叫左旋壳。壳顶端叫壳顶，为后方，与壳顶相对的壳口一端叫壳底，为前方。口侧是腹方，相反的一侧称背方。

螺壳构造 螺壳是一个内部不分隔的螺旋状空壳，由许多螺环组成（图11—7)。螺壳沿壳轴旋转一周为一螺环。壳顶端为胚胎期分泌的壳，叫胚壳。胚壳薄而光滑，壳饰与螺壳其它部分不同，旋向亦可不同。螺壳的最后一螺环叫体螺环，是生活时容纳头部和足之处。体螺环之外的所有其余螺环（包括胚壳）合称螺塔。相邻螺环的外接触线叫缝合线，如缝合线深凹则称缝合沟。有些腹足动物的螺环中、上部壳面有明显转折的棱叫肩，肩以上至缝合线间的壳面叫上斜面，或称肩部，棱可多于一条。直径最大的螺环圆周线叫周缘。整个螺壳两侧切线的交角叫螺角或侧角，最初几个螺环的切线交角叫顶角，两者相等或不等（图11—8，1)。

轴和脐 当螺环互相紧接地旋转，其内壁互相接触，则沿旋轴形成实心的壳轴(图11—8，2)；若不旋紧，内壁互不接触，每个螺环中央留下孔，整个螺壳便在旋轴处形成漏斗形空间叫脐（图11—8，3)。通过壳轴或脐中央的切面叫螺环横切面，切面圆滑或具棱。

壳口 为体螺环的开口处，亦是动物软体的进出之处。壳口形状、大小随种属不同而异。壳口可有角质或钙质的口盖，或无口盖。壳口四周边缘称口围。口围划分如下：

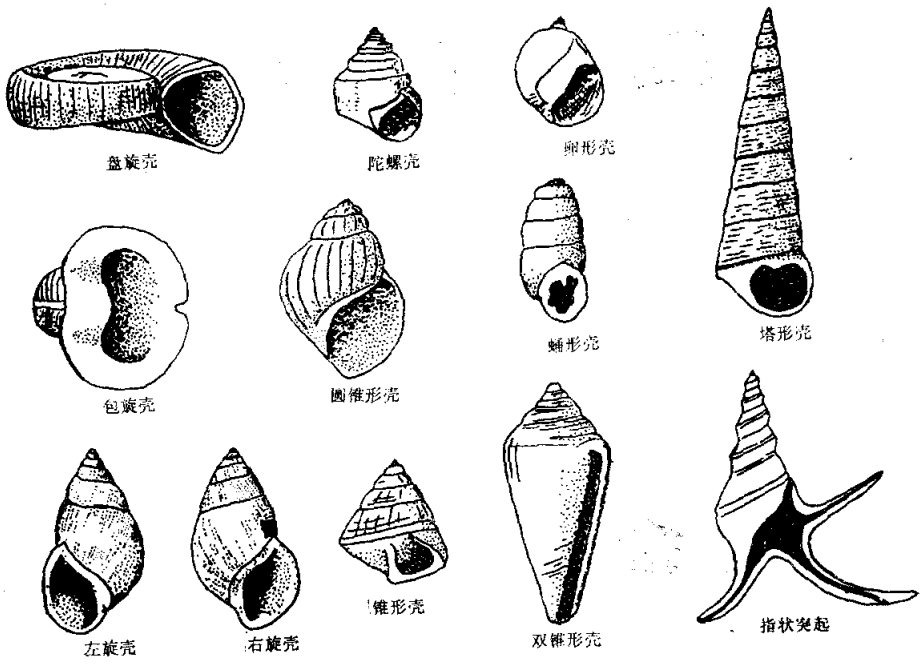


图 11—6 腹足类壳形
(据 Clarkson, 1983)

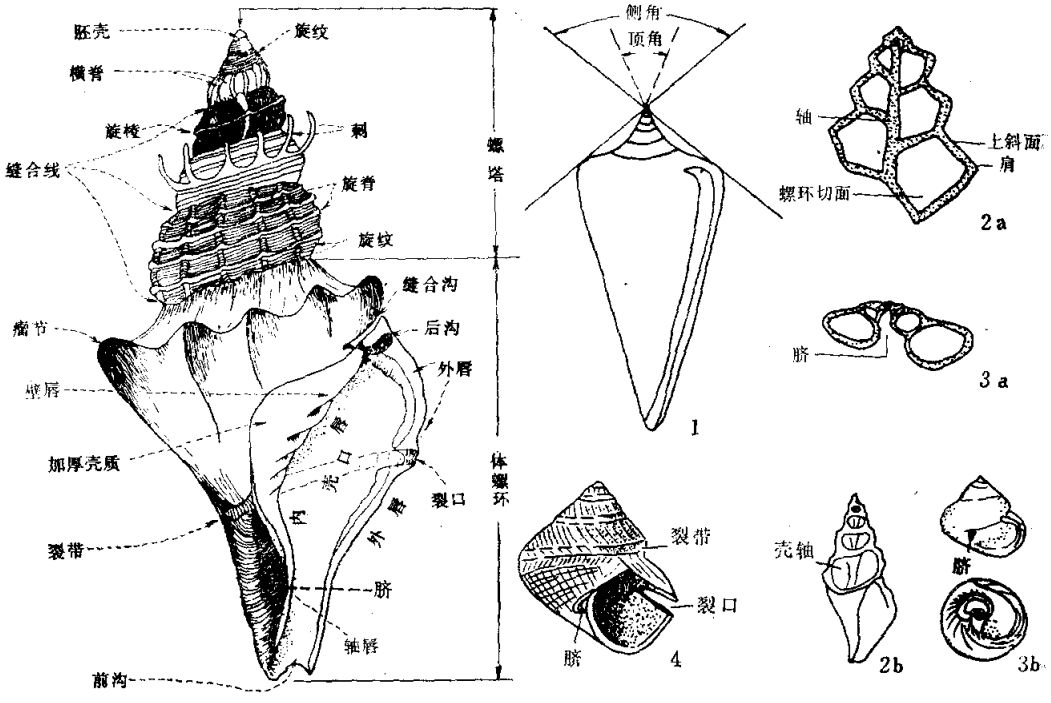


图 11—7 腹足类基本构造综合示意图
(据Shrock and Twenhofel, 1953)

图 11—8 螺环切面、侧角、顶角、轴和脐、裂口和裂带
(1, 2a, 3a 据武汉地院古生物学教程, 1980; 2b. 3b. 据成都地院古生物学简明教程, 1983; 4 据Clarkson, 1986)

口围{内唇—与螺环和轴相接部分{壁唇—内唇上部与螺环面相接 / 轴唇—内唇下部与壳轴相连}
外唇—与螺环和轴相离部分}

外套膜向内唇及相邻壳面上分泌的光滑壳质叫加厚壳质。堆积在内唇前端往往部分或全部覆盖住脐孔的粗厚壳质叫结茧。壳口的前后端都有水管，供呼吸和排泄所需的水流，有时这些水管伸出处在壳上形成沟状缺口，前端呈半管状的沟称前沟，相对一端的沟称后沟。有的腹足类由两端进水，而在外唇中央形成一缺口，为出水的肛管所在，两边不平行呈V字形称缺凹；两边平行者叫裂口，裂口在螺壳生长过程中逐渐被壳质填补而成裂带(图11—8，4)。

壳饰　腹足类的壳饰变化多端，大致分为两组：横穿螺环并与缝合线以角度相交，称横向或轴向饰；与螺环平行的称为旋向饰；两者相交则呈网状纹饰；每组纹饰又按粗细、形态分为棱、脊、线或纹，有的还有刺、瘤。壳质增长的线条叫生长线，属横饰。生长线与口缘平行，其粗细和弯曲形状反映壳口的轮廓。

壳质成分和结构　腹足类螺壳一般最外层为具有色泽的角质层或表质层，化石上很少保存这一层；角质层之下为壳层，主要成分为碳酸钙（霰石或方解石），最常见的结构是交错薄片结构；壳内层系由平行排列的薄片状珍珠质或瓷质层组成。在化石螺壳中，微细构造常因被溶解而不易保存。

（三）分类

腹足纲高层次的分类单位几乎完全根据软体的性质，如神经系统、呼吸器官、足的构造和用途、齿舌的排列和数目等。仅对于较低层次的分类单位如科、属等才以螺壳特征为分类依据。现将通用分类列述如下：

1．前鳃亚纲（Prosobranchia）　鳃位于心脏的前方，神经索交叉成“8”字形，壳体发育多样，具口盖。雌雄异体。早寒武世至现代。本纲分三个目：

（1）古腹足目（Archaeogastropoda）　壳形多变，有些呈平旋状。壳口全缘，常具缺凹、裂口、裂带，无前后沟，齿舌多排多齿，常有珍珠层，口盖有或无。平旋壳、裂口裂带发育的 *Bellerophon* 和螺塔高、螺环多、缺凹裂带发育的 *Hormotoma* 是本目的典型代表（图11—9，1、2）。此目主要为古生代类型。早寒武世至现代。

（2）中腹足目（Mesogastropoda）　壳口为全缘，有时有前后沟，前沟不呈管状或沟状。齿舌多排少齿，无珍珠层，口盖多为角质。壳体呈圆锥形或低锥形，体螺环大，壳口全缘呈卵圆形的 *Bellamya* 是本目的代表化石（图11—9，3）。此目主要为中生代类型。志留纪至现代。

（3）新腹足目（Neogastropoda）　壳口具明显的前后沟，前沟呈沟状或延长呈管状。齿舌少排少齿，口盖角质。壳呈梭形、体螺环大、前沟长并壳面具各种纹饰的 *Murex*（图11—9，4）是本目的典型代表。此目主要为新生代类型。中三叠世至现代。

2．后鳃亚纲　鳃位于心脏后方(侧方)，神经索次生变直，壳简单光滑或退化消失，多无口盖，雌雄同体。本亚纲全属海生，大部分不具硬壳，化石很少，我国台湾上新统有少量化石。

3．有肺亚纲（Pulmonata）　外套膜内表面富含血管，供呼吸用作肺，位于心脏的前方。神经索次生变直，少数交叉。壳体简单光滑或消失，绝大多数无口盖。雌雄同体。壳呈卵圆形、螺塔短而尖、体螺环膨大、内唇翻转的 *Radix* 是本亚纲中常见的化石（图11—9，5）。中生代至现代。

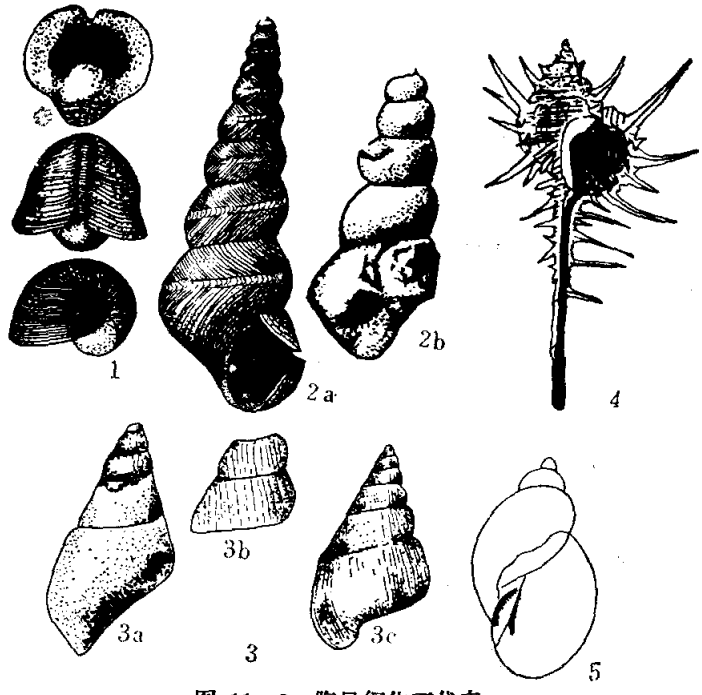


图 11—9 腹足纲化石代表

古腹足目：1—*Bellerophon vasulites* Montfort，1a. 口视，1b. 反口视，1c. 侧视，均×0.6，D_2；2—*Hormotoma*，2a. *Hormotoma gracilis* (Hall)，侧视，×2，O_2，2b. *H. küisingensis* Grabau，内核，×3，S_2；中腹足目：3—*Bellamya*，3a. *Bellamya clavilithiformis* (Grabau)，外壳，×2，J_3，3b. 示壳饰×6，3c. *B. fengtienense* (Grabau)，侧视，×2，J_3；新腹足目：4—*Murex tribulus* Linnaeus，侧视，×2，N_2；有肺亚纲：5—*Radix niangtzeensis* (Ping)，×1，Rec.

(四)生态、演化及地史分布

腹足动物分布地域十分广阔，海洋、湖泊、山地、平原均有存在。但主要为水生，绝大部分生活于海洋，自潮汐带直到深海皆有分布，多数集中于浅海地带，如后鳃类、大部分前鳃类和少部分有肺类。少量前鳃类和大部分柄眼有肺类为陆生种类（表11—1）。

腹足类对水域盐度的适应能力较强，在淡水、半咸水、正常海水、甚至盐度达50‰的过咸水中都能生存。但具体到某一类别，对盐度是有要求的，大多数生活在正常盐度的水中，生活在淡水、半咸水中的腹足类主要是部分前鳃类和基眼有肺类。

海底性质与腹足类壳体的关系也很大，生活在石质、砂质海底的螺壳厚，壳面粗糙；在淤泥质、易沉陷的海滩地带常见壳质薄、壳口多刺及长有水管的类型；在大洋中飘浮的都是壳质薄的种类。

腹足类对温度的适应能力较强，从两极到赤道地带都有分布，有的可生活在极圈内或生活在-34℃的地方；有的可生活于温度高达43.2℃的沙漠中；有的还能生活在40—50℃的热水温泉中。

腹足类的生活方式多种多样，有移动底栖、固着底栖、钻蚀底栖、浮游生活等等，但以浅海移动底栖者为多。营浮游生活的翼足类是海生浮游动物，其壳体在大洋沉积物中占有一定数量，常可形成翼足类软泥，是半深海或深海沉积的良好指相标志。

腹足纲的演化与其生态适应有密切关系，其概略的演变趋势如表11—1所示。

腹足纲的地史分布，古生代以古腹足目为主，中生代以中腹足目为主，新生代以新腹

表 11—1 腹足纲的生态与演化关系

演化系列	生态		演变趋势	
	环境	运动方式	软体	硬体
前鳃亚纲→古腹足目→中腹足目→新腹足目	海相为主	底栖爬行为主	两鳃，两心耳→一鳃（双排叶片），一心耳→一鳃（单排叶片），一心耳 神经系统日益集中	口围裂口或缺凹→口围具有前、后沟→前沟成为水管沟 齿舌排数及每排齿数减少，壳形、壳饰趋于多样化
	少数为淡水漂游及陆上生活，有与后鳃类、有肺类相似趋向适应			
→后鳃亚纲	海生	暂时游泳或漂浮游泳	内脏囊扭转，使鳃复位后方，神经索不交叉。外套腔退化（与漂浮有关）	壳光滑简化→变为内壳→退化消失，无壳（适应漂浮）
有肺亚纲→基眼目（眼在触角基部）	淡水为主	底栖爬行	膜内表面富含血管，供呼吸用作肺	壳光滑简单，少数退化（与淡水、陆生有关）
→柄眼目（眼在触角顶端）	陆生为主			

足目、后鳃亚纲、有肺亚纲为主。有四个繁盛时期，第一个在奥陶纪，由古腹足目的辐射适应造成；第二个在石炭纪，以古腹足目的代表为主，同时也是中腹足目、后鳃亚纲、有肺亚纲产生的时期；第三个在侏罗、白垩纪，由中腹足目造成，我国东部主要是淡水种类，西藏已发现海相种类；最后是新生代。在中国大陆主要是淡水和陆上螺类，台湾有丰富的第三纪海螺。总的来说，本纲是时代越新越盛，现代达全盛。第三、四两个繁盛期的化石，已渐成为地层划分对比的重要分子。

三、双壳纲(Bivalvia)

（一）一般特征

双壳类全为水生软体动物，两侧对称，具左右两片外套膜分泌的两瓣外壳(图11—10)，如海扇（*Pecten*）、蚶（*Arca*）、珠蚌（*Unio*）等，故最早被命名为双壳纲；它们的头部退化，所以又名为无头纲(Acephala)；两侧外套膜之间的空腔叫外套腔，腔内具瓣状鳃，故有人称瓣鳃纲(Lamellibranchia)。鳃是呼吸器官，其结构由简单变复杂，可分原鳃、丝鳃、真瓣鳃和隔鳃四种（图11—11)。双壳类的肉足位于身体的前腹方，常似斧形，因此又被称为斧足纲（Pelecypoda)。足出于两壳瓣之间，用于挖掘泥沙，移动身体或钻孔等。某些双壳类还在足后伸出一簇丝状的足丝，用于附着在外物上。足丝发育的成年个体，足常退化。

有些穴居双壳类的后部外套膜边缘连结成水管，上面的为出水管，下面的为入水管。两管伸达地表面，并分开出、入水流。入水流带来食物和氧气，出水流排出新陈代谢的废

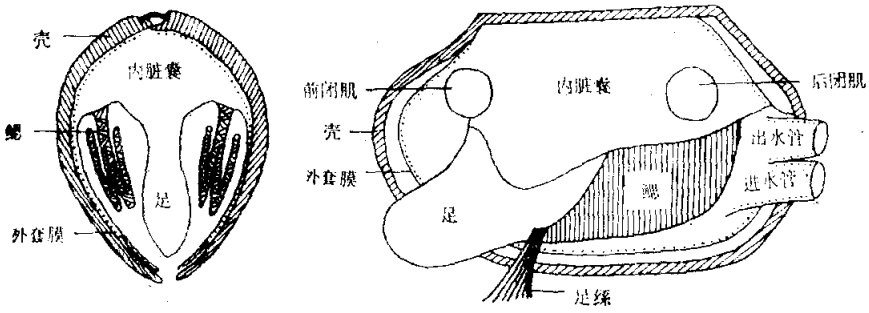


图 11—10 双壳类解剖图

（据张玺、齐钟彦等，1955）

左一横剖面；右一纵剖面

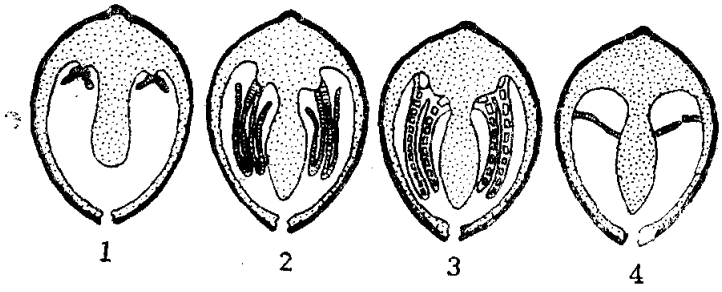


图 11—11 双壳类鳃的类型

（据 Lehmann and Hillmer，1983）

1—原鳃；2—丝鳃；3—真瓣鳃；4—隔鳃

物。不是穴居者无水管，靠外套膜上纤毛有规律地运动，造成出、入两股水流。

（二）基本构造

1．壳形 双壳类一般具有互相对称、大小一致的左右两壳瓣。每瓣壳本身前后一般不对称。成年壳体大小从小于 1 毫米至大于 2.5 米，重量由几毫克至 250 公斤。常见的壳形如图11—12。有些种类由于对固着、漂游或偃卧生活的长期适应，造成两瓣不等。

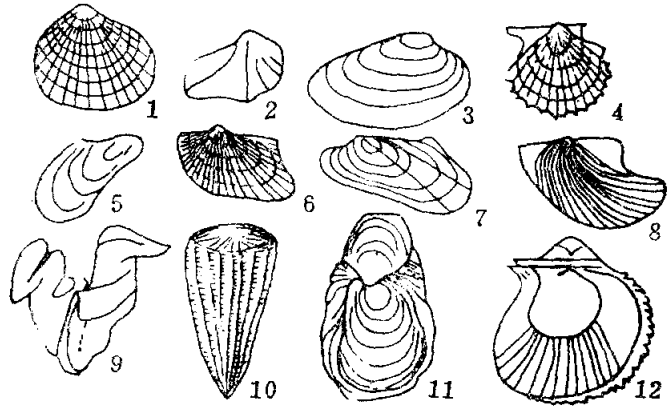


图 11—12 双壳类壳形

（据武汉地院古生物学教程，1980）

1—圆形；2—三角形；3—卵形；4—扇形；5—壳菜蛤形；6—四边形；7—偏顶蛤形；8—斜扇形；9—不规则形；10—珊瑚形；11—左壳掩覆；12—左凸右平（侧视）

2．壳的外部结构　壳体最早形成的壳尖为喙，喙多数向前指（前转），也有的垂直向上（正转）或向后指（后转）。包括喙在内围绕喙的凸起部分为壳顶。有些种类由喙向后腹方或前腹方伸展一条隆脊叫后壳顶脊或前壳顶脊。后壳顶脊与后背缘之间的壳面为后壳面。两壳背缘铰合的边缘为铰合线（铰缘）。喙与两瓣铰合线之间的平面或曲面部分称为基面，其成因和表面形态均与壳面不同，可分为前后两部分：限于喙前呈心脏形的凹陷叫新月面，限于喙后呈长槽形凹陷称盾纹面，两者可以并存。有些双壳类铰合线之下前后端有翼状突出部分，分别称为前耳或后耳，它与其余壳面或呈过渡或以槽状凹陷隔开，此凹陷称为耳凹。某些种类在前耳凹与壳缘相交处常有缺口，为足丝伸出处，通常右壳缺口深，称足丝凹口；左壳缺口浅，叫足丝凹曲。又有些双壳动物，两壳不能完全闭合，壳体的前端和后端可具张口，后端张口为水管伸出处，前端为足伸出处（图 11—13）。

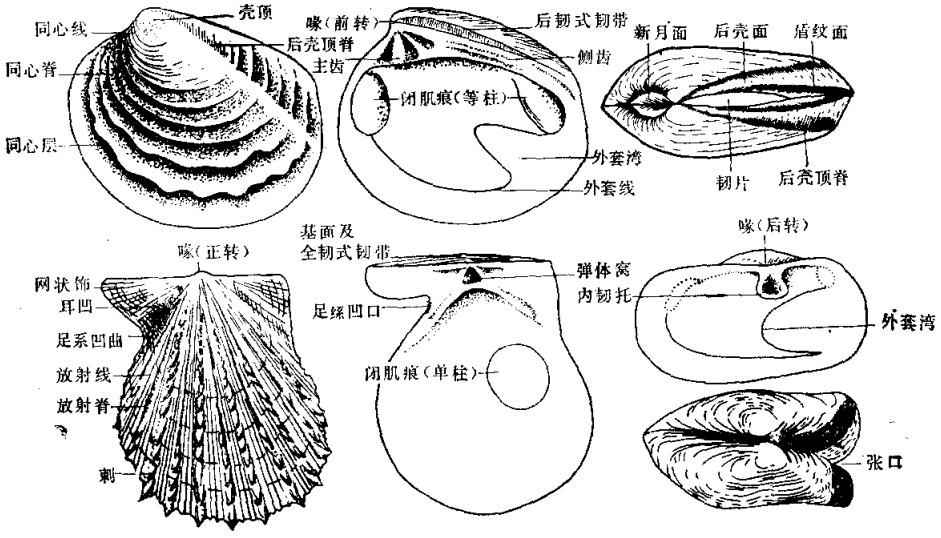


图 11—13　双壳类的基本构造
（据武汉地院古生物学教程，1980）

3．壳饰　除少数光滑者外，通常分为同心和放射饰两类。同心饰反映壳的生长过程，从壳顶开始与壳边近平行，按其强度可分为同心纹（生长纹）、同心线、同心脊、同心褶或同心层等。放射饰以壳顶为中心向壳面伸出，按粗、细不同亦可分为线、脊、褶（或层）等不同级别。按长短又可分为一级、二级、三级以及多级，其增长可间插或分叉。有些种类同时具有上述两类壳饰，相交成网状。此外有的具刺、瘤、节、鳞片状等装饰。

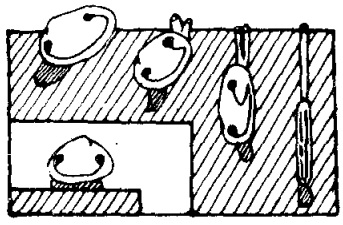


图 11—14　双壳类挖入深度、水管与外套湾发育的不同情况
（据武汉地院古生物学教程，1980）

4．壳的内部构造　壳的内部构造基本上可分为四类：外套膜附着痕、肌肉附着痕、韧带附着痕（韧带仅部分在壳内）和铰合构造。

（1）外套膜附着痕　外套膜前、腹、后的近外缘部分附着于壳内面所留下的痕迹叫外套线，它与腹缘大致平行。在背部左右两瓣外套膜互相连接，没有外套线。具水管的类型，当双瓣关闭以御敌或阻止泥沙进入时，须将水管拉入壳内，其外套膜附着处向内移动，使外套线形成弯曲，弯曲状的

附着痕迹称为外套湾。在海底表面或浅埋生活的双壳类通常没有水管，其外套线均无外套湾。钻入海底泥砂或岩石生活的种类，具有伸长的水管，一般水管愈长，则收入壳内时水管愈向内部深入，外套湾也就愈深（图 11—14）。少数种类水管不再收入或不完全收入壳内，在壳上留下张口，其外套湾不深。

（2）肌肉附着痕　肌肉主要指闭肌，由外套膜分化出，是附着于两壳内部的横肌柱，起关闭两壳的作用，其划分如下：

闭肌
- 双柱类—两个闭肌，前闭肌位于前背侧，后闭肌位于肛门旁
  - 同柱类—前后闭肌近相等
  - 异柱类—后闭肌比前闭肌大
- 单柱类—只有一个闭肌，位于壳内近中央处略偏后

闭肌在壳内面附着的痕迹叫闭肌痕。有些种类围绕肌痕有脊状突起，加强肌肉的附着，叫附肌围脊。此外还有一些较小的伸、缩足肌痕。

（3）韧带附着痕　韧带是连接两壳的弹性有机物，它的作用是与闭肌配合司壳的开闭，同时与铰合构造相配合，连接两壳，封闭时不使壳左右移动。组成韧带的物质是由甲壳素所形成的薄片层及纤维层。

韧带按其位置分外韧带和内韧带。外韧带位于壳外背缘处，有的在壳顶后盾纹面处的韧带沟上（后韧带）；有的可连通壳顶前后附着在韧片或韧带槽内（全韧带）；少数种类外韧带位于壳顶之前（前韧带），附着在基面上长条形或人字形的韧带沟、韧带槽或韧片上。内韧带位于壳内铰合线之下，具有弹开两壳的作用，又称弹回体。弹回体附着在三角形或柱形的弹体窝内，有单个的或若干个排成一列的两种类型。有些类别的弹回体一端附着在弹体窝内，另一端附着在另一壳瓣喙下向前伸出的匙形内韧托内（图11—13，右中）。

韧带与闭肌相配合，司壳的开闭（图11—15），当闭肌收缩时，外韧带伸长，内韧带受压缩，两壳关闭（图11—15，1a、2a、3a）。当闭壳肌松弛，外韧带紧缩，则使两壳张口（图11—15，1b），如仅有内韧带，则以弹性应力使壳张开(图 11—15，2b、3b)。

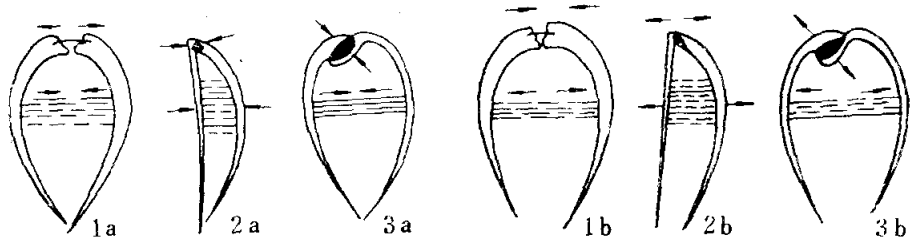


图 11—15　韧带与闭肌配合开闭壳示意图

（引自 Shrock and Twenhofel, 1953）

1—外韧带及闭肌司壳开闭；1a. 闭肌收缩将壳关闭，此时外韧带拉伸，1b. 闭肌放松，外韧带缩回呈原状，将壳打开；2—弹回体及闭肌司壳开闭；2a. 闭肌收缩将壳关闭，此时弹回体被压缩，2b. 闭肌放松，弹回体弹回呈原状，将壳打开；3—同 2，但有内韧托；3a. 闭肌收缩将壳关闭，此时弹回体被压缩，3b. 闭肌放松，弹回体回复原状将壳打开

（4）铰合构造—齿系　铰合构造位于铰缘之下，沿铰缘分布在铰板上，司两瓣壳的铰合，由齿和齿窝组成。每一瓣上齿与齿窝相间，且与另一瓣上间列的窝与齿相对应。齿在演化中分异为主齿和侧齿。主齿位于喙下，较粗短，与铰缘呈较大角度相交；侧齿远离喙，多呈片状，与铰缘近于平行。齿的数目、形状及其排列方式称为齿系类型，是分类的

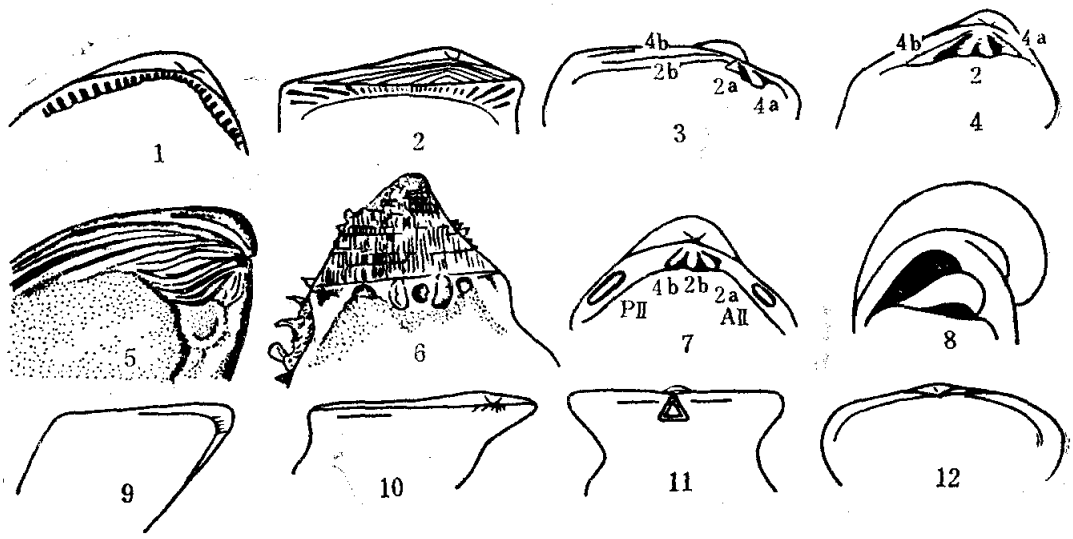


图 11—16 双壳类齿系类型

1—古柠齿型；2—新柠齿型；3—假异齿型；4—裂齿型；5—射齿型；6—等齿型；7—异齿型；8—厚 齿 型；9—11 弱齿型；9—原始柠齿；10—原始射齿；11—海扇齿类；12—贫齿型

（1—4，7—12 引自武汉地院古生物学教程，1980；5—6 引自顾知微等，1976）

重要依据。齿系的主要类型有（图 11—16）：

柠齿型 沿铰缘一系列柠状排列的齿与齿窝，其排列方向通常向腹方集中。柠齿型有两类，一类出现最早，呈简单柠状排列，不具基面，是双壳纲原始的齿型，又叫古柠齿型（图11—16，1）。另一类是后期演化出现，两侧柠齿常变粗，转向或折曲，具基面，又叫新柠齿型（图11—16，2）。

古异齿型 介于柠齿型与异齿型之间，包括三种类型：射齿型—由喙向下放射分布的一系列齿和齿窝组成（图11—16，5），在演化中齿数减少，强度增大；裂齿型—二至三个主齿自壳顶放射状向外伸出，左壳中齿下部分裂（图11—16，4）；假异齿型—每瓣一至三个主齿沿铰缘向前后延长呈片状，与背缘近于平行，但起自喙下，称假侧齿或片状齿；相应地，不延长呈片状的主齿叫假主齿（图11—16，3）。

异齿型 齿分异为主齿和侧齿，每瓣有主齿一至三个，前后侧齿远离壳顶，与假异齿型的假侧齿自喙下伸出不同，数目最多各二个（图11—16，7）。是中生代至今占优势的一类齿型。

描述异齿及古异齿型时可用齿系公式表示，例如 *Corbicula*（蓝蚬）的异 齿型 齿系公式为：

$$\text{前}\quad \frac{\text{右壳}\quad \text{AIII—AI}\quad \text{3a—1—3b—PI—PIII}}{\text{左壳}\quad \text{—AII—}\quad \text{—2a—2b—4b—PII—}}\quad \text{后}$$

式中右壳在上，左壳在下，其间以一条长线分开，代表铰缘；前端在左，后端在右；主齿用阿拉伯数字 1、2……表示，右壳用单数，左壳用双数，a 和 b 分别 代表 喙前 和喙后，无 a、b 者为中央主齿；侧齿用罗马数字 I、II……表示，A 及 P 分 别代 表 前 后；其数序由中央向两侧增加；横短线代表齿窝。如数字被括弧括住，则表示此齿未独立成型。

厚齿型 具短而粗强的巨大主齿，一瓣两个，另一瓣一个（图11—16，8）。是由异齿

类向固着底栖方向演变而成的一种特殊齿型。

等齿型　每瓣壳在内韧带穴弹体窝的两侧各有一个或一个以上大小、形状近似，前后对称排列的齿，为等齿型（图11—16，6）。

弱齿型　这一类齿始终处于萌芽或不发育阶段，仅有齿状突起，或完全消失。包括原始射齿式（图 11—16，10）、原始栉齿式（图 11—16，9）。有些种类沿铰缘对称地分布着微片状齿。弱齿型与幼年或终生以足丝固着有关，为翼形亚纲所特有。

贫齿型　齿全部消失（图11—16，12）或仅有一弱齿。这是由于钻孔穴居所致，一般具内韧托和外套湾。此外，古生代还有一些非穴居的无齿种类，叫做隐齿类。

5．壳的成分及构造　壳自外向内可分三层：表壳层一位于壳表面，系一层角质膜，又称角质层，甚薄，很少保存为化石；外壳层一由称柱状层，由极细而垂直壳面的方解石或文石结晶小柱组成，柱间以角质相隔；内壳层一由极薄而与壳面平行的方解石或文石薄片组成，也称薄片层。若此层由霞石与甲壳素（硬蛋白质）相间而组成，则具珍珠光泽，称珍珠层；如果由霰石组成，无光泽叫瓷层（图 11—17）。

6．壳的定向和度量（图 11—18）壳分前、后、背、腹、左、右。两壳铰合的一方称背方，相对壳开闭的一方为腹方。确定壳的前后可据下列各特点：

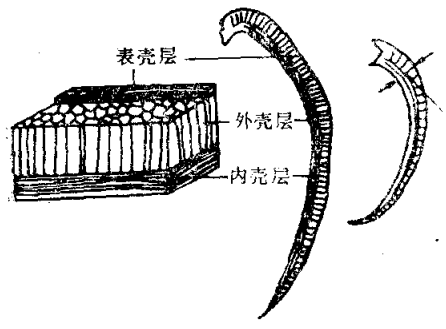


图 11—17　壳的结构
（引自中国蝬鳃类化石，1976）
右一壳的纵切面；左一小块壳体放大图解

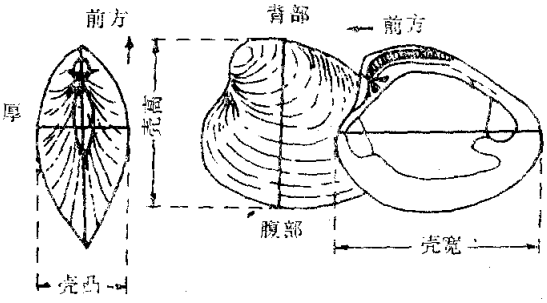


图 11—18　壳的定向及度量
（引自武汉地院古生物学教程，1980）

（1）一般喙指向前方（少数相反，如三角蛤类）；

（2）壳前后不对称者，一般后部较前部为长（少数相反，如栗蛤类）；

（3）放射及同心纹饰一般由喙向后方扩散；

（4）新月面在前，盾纹面在后；

（5）有耳的种类，后耳常大于前耳。具足丝凹口（凹缺）的种类，凹口在前；

（6）外套湾位于后部；

（7）闭肌痕为异柱时，大者在后。只有一肌痕时，一般位于中偏后部。

当壳的前后确定以后，将壳顶向上，前端指向观察者的前方，左侧壳瓣为左壳，右侧为右壳。其背、腹、前、后边缘分别叫做背缘、腹缘、前缘和后缘。

壳的度量　一般测量壳体的数据有：壳长一前后两端最大的水平距离；壳高一由壳顶至腹缘间垂直壳长的最大高度；凸度一垂直于两壳接合面的最大距离；壳厚一为单壳内表面至外表面之间的厚度，在壳的不同部位，壳厚常不一致。

（三）分类

双壳类目前较为通用也是本书所采用的分类，是以齿系作为主要的分类基础，并综合鳃、外套膜、足丝、肌痕、壳质等特征分为六个亚纲，各亚纲主要特征见表 11—2（图 11—19）。

表 11—2 双壳纲各亚纲特征

亚纲及目名	基本生态	齿系演变	外形特点	肌痕	外套湾	内壳层有无珍珠层	时代	典型属
古栉齿亚纲	正常底栖	古栉齿型，齿栉列，小而多	等瓣，无基面	同柱	无或甚浅	有（部分）	O—Rec.	*Nuculana*（图11—19,1）
古异齿亚纲	正常底栖	古异齿型，由射齿型开始，齿逐渐变少而加强，分出裂齿型、假异齿型	等瓣	同柱	无或甚浅	有	ϵ_2—Rec.	*Unio*（图11—19,2）
异齿亚纲 帘蛤目	正常底栖	分化为主、侧齿的异齿型	等瓣	柱	有	无	O_2—Rec.	*Corbicula*（图11—19,3）
异齿亚纲 海螂目	深埋	异齿退化，以至消失	等瓣，可具张口	柱	深	无	C—Rec.	*Mya*（图11—19,4）
异齿亚纲 马尾蛤目	壳瓣固着	厚齿型	强烈不等瓣	特化	特化	无	S_2—K_2	*Hippurites*（图11—19,5）
翼形亚纲 箱蚶目	正常底栖或足丝附着	新栉齿型	等瓣，有基面	同柱	无	无	O_1—Rec.	*Anadara*（图11—19,6）
翼形亚纲 翼蛤目与壳菜目	足丝附着，可演变为壳瓣固着或漂游生活	弱齿型等齿型	甚不等瓣，常具耳翼，多不等瓣	异柱，单柱	无	多数有	O—Rec.	*Claraia*（图11—19,7）
隐齿亚纲	正常底栖?	隐齿型，少数栉齿	等瓣	同柱，少数异柱	无	无	ϵ_s? O_1—Rec.	*Solenmya*（图11—19,8）
畸铰亚纲	深埋	贫齿型	常具张口	同柱，一般退化	深	多数有	O—Rec.	*Burmesia*（图11—19,9）

（四）双壳纲生态

双壳类是水生无脊椎动物中生活领域最广的门类之一，由赤道至两极，从潮间带至5800m深海，由咸化海至淡水湖沼都有分布，但以海生为主。

双壳动物的生活方式十分复杂多样，如图11—20所示，主要的生活方式有：

1．固着生活 固着方式有两种，一种以足丝附着在它物上（图 11—20，2、3、4、8），生活于近水面处，大多数闭肌为单柱型，与足丝有关的相关构造（足丝凹口、耳等）

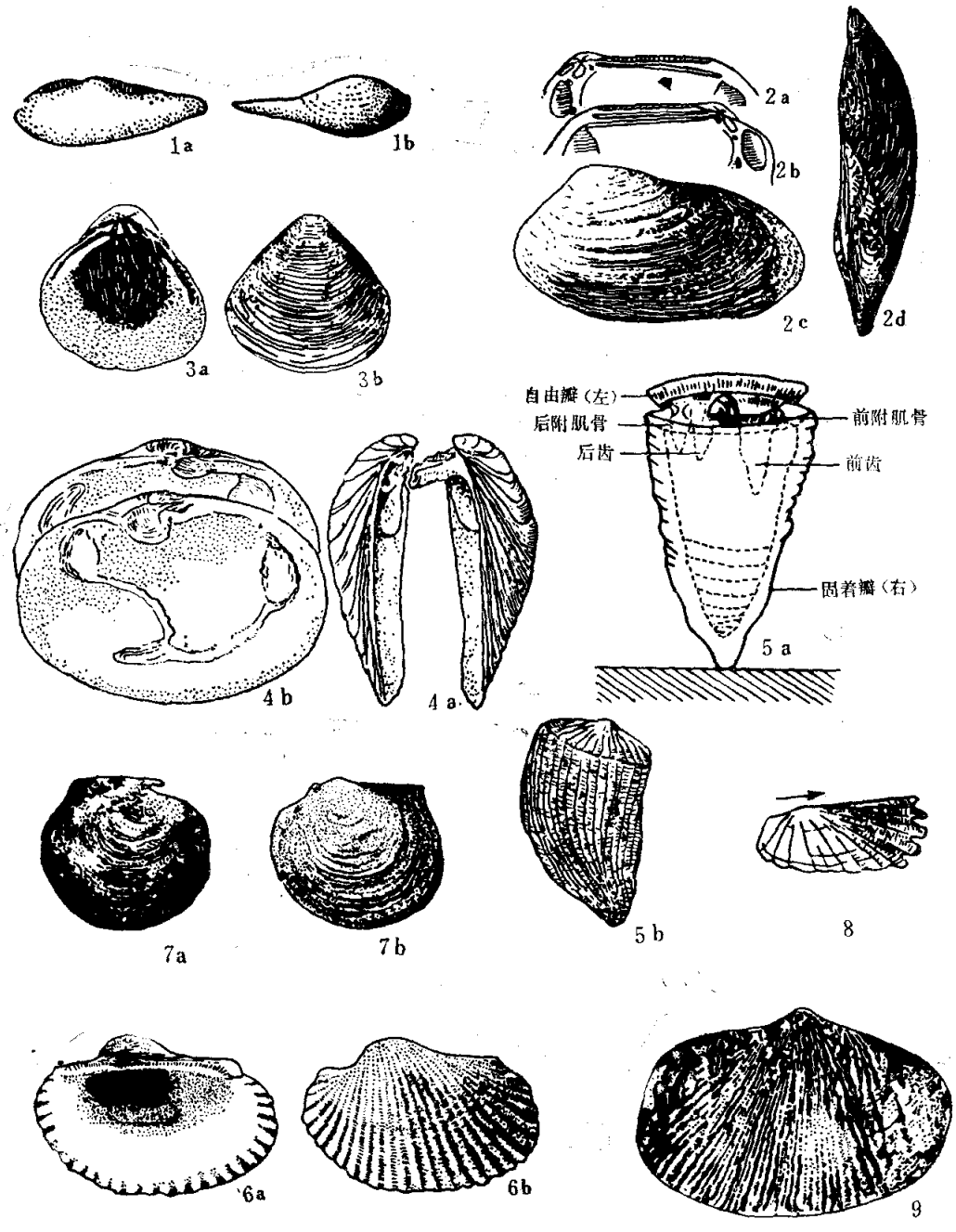


图 11—19　双壳类各亚纲化石代表

1—古栉齿亚纲 *Nuculana perlonga* Mansuy，×2，T_3^2，1a. 内模示栉齿，1b. 外形；2—古异齿亚纲 *Unio* sp.，2a. 右瓣，2b. 左瓣，示内部构造：韧带、齿及肌痕，2c、2d. *Unio tschiliensis* Sturany，侧视及顶视，×1，Q；3—5—异齿亚纲：3—帘蛤目 *Corbicula largilierti* Philippi，3a. 内面，示右瓣齿系，3b. 外形及壳饰，×1，Q_1；4—海螂目 *Mya arenaria* Linne'，4a. 前视（示内韧托），4b. 内视，×1，Rec.；5—马尾蛤目 *Hippuritella*，5a. *Hippuritella* 切面透视图，5b. *Hippurites radiosus*，示外形，约×0.3，K_2；6—7—翼形亚纲：6—箱蚶目 *Anadara tricenicosta* (Nyst.)，6a. 内面示栉齿及基面，6b. 外形及壳饰，×1，N_2；7—翼蛤目 *Claraia aurita* (Hauer)，7a. 右瓣，示足丝凹口，7b. 左瓣，均×1，T_1；8—隐齿亚纲 *Solenmya* sp.，×1，Rec.；9—畸铰亚纲 *Burmesia lirata hsuei* Chen，右瓣，×1，T_3

发育，无外套湾，铰合构造不发育，弱齿型。这一类后来向着偃卧（图11—20，6）、隙居筑巢（图 11—20，5）、漂游（图11—20，7）和壳瓣固着（图 11—20，9）等方向辐射适应。仍保留了足丝附着时期的特点，具耳、闭肌单柱等。有的早期以足丝固着营假漂游生活，成年后以较扁的右壳壳顶固着海底，而较凸的左壳朝上。上述类别在表生生活中经常开闭双壳，没有形成坚固的铰齿（弱齿型）。其开闭铰合作用部分地被韧带所代替。异形亚纲的翼蛤目和壳菜蛤目大都属于这种固着方式。

固着生活中的另一种以壳体的一瓣固着（图11—20，18、19）在坚实的底质及它物上，其壳形变化很大，厚壳，极不等壳，厚齿，肌痕和水管区特化，生活在热带礁区。这一支形成异齿亚纲的马尾蛤目。

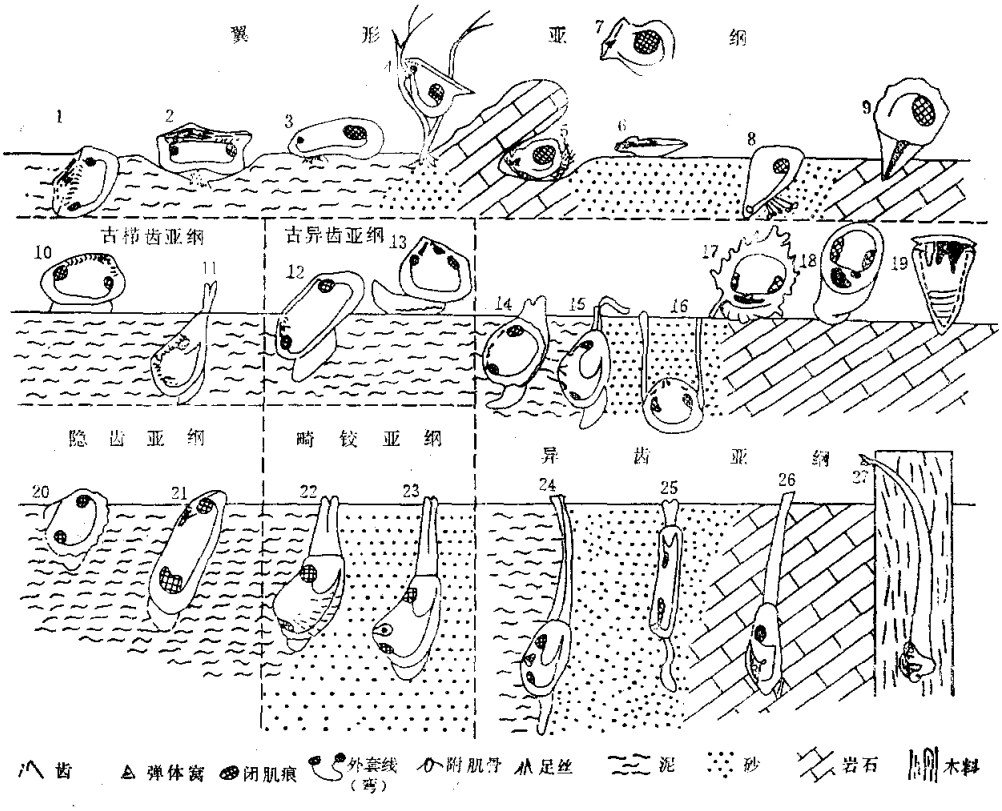


图 11—20　双壳纲生态及与基本构造、分类的关系

1—*Anadara*；2—*Arca*；3—*Modiolopsis*；4—*Pteria*；5—*Lima*；6—*Pecten*；7—*Chlamys*；8—*Pinna*；9—*Ostrea*；10—*Nucula*；11—*Nuculana*；12—*Unio*；13—*Neotrigonia*；14—*Cardium*；15—*Tellina*；16—*Lucina*；17—*Chama*；18—*Diceras*；19—*Hippurites*；20—*Praecardium*；21—*Solemya*；22—*Pholadomya*；23—*Pleuromya*；24—*Mya*；25—*Ensis*；26—*Pholas*；27—*Teredo*（据殷鸿福，1987）

2．正常底栖生活　肉足在水底泥沙上爬行或浅挖穴，多数浅埋入泥沙中（图11—20，1、11、12、14、20），少数在海底爬行（图11—20，10、13），这一类壳垂直生活，两瓣对称，前、后差异不大；足发育，无足丝；闭肌常为同柱；无水管或具不发育的水管，外套线完整或具浅的外套湾。由于在水底爬行或埋入不深，适应抗御风浪、急流、敌害等，因而铰合及开闭机构（闭肌、韧带、齿系）发达，柿齿、古异齿和异齿是主要齿型。不同类型齿的演化趋向是由柿齿→古异齿→异齿，齿数目由多变少，强度逐渐加强，主、侧齿分化越

来越明显。此类常生活在水流稳定的潮下带。古栉齿亚纲、古异齿亚纲、异齿亚纲的帘蛤目和翼形亚纲的箱蚶目都属此种生活方式。

3．深埋穴居生活　以足的前后端反复伸缩活动，使壳体逐渐钻入泥沙中，长期或永久地穴居（图11—20，15、16、22、23、24、25）。它们在海水动荡较频繁、沉积物流动不定的地区较发育。壳体伸长，水管变长，外套湾很深，有些种类由于水管和（或）足不再缩回而形成前、后张口；作为开闭机构的齿系和闭肌退化，齿常消失，为贫齿型。畸铰亚纲和异齿亚纲的海螂目属这种类型的生活方式。另一部分深埋穴居者（图11—20，26、27）则利用足、锯齿状壳喙及放射状棱饰等壳体的机械钻磨作用和分泌腺体的侵蚀作用相结合，在岩石、木头或其它物体上钻孔，终生定居其中。此类壳体较长，壳薄，两壳多半相等，壳饰简单，壳顶不凸，水管发育，齿系为贫齿型。它们由异齿亚纲深埋穴类和畸铰类辐射适应而来。

海相与非海相双壳类，由于生活环境的差异，在壳形、壳饰及某些构造上有着较明显的区别（表11—3），这对判别海相或非海相环境具有一定的意义。

表 11—3　海相与非海相双壳动物特征比较表

海　相　双　壳　类	非　海　相　双　壳　类
壳有等壳、不等壳；等侧、不等侧之分	壳多为等壳不等侧
海扇型—具发育的两耳，背方呈三角形，腹方呈圆形	圆三角形
固着蛤型—圆锥形或圆柱形	卵形
船嘴蛤型—后端尖伸并上翘若船嘴状	楔形
翼蛤型—壳的中后部很长	
牡蛎型—厚而重的不等壳，固着生活	
箱蚶型—方形或长方形壳体，铰区有发达的“人”字纹构造	
“人”字式岔线型—壳面放射饰作“人”字线	类三角蚌型—壳饰中央为“V”字型，前、后端为“人”字形放射线或前放射褶都穿过同心线
始心蛤型—壳面前中部为同心饰，而后部边缘为放射饰	
密鳞密刺型—壳面呈鳞片状的同心饰或放射饰，附近有许多棘刺	变异壳顶饰—壳顶饰作放射状或由同心状演变为双钩状（W形）、三钩状、甚至锯齿状
方格型—同时具备同心饰及放射饰	
具内外韧带；闭肌痕单柱、双柱；具耳翼及相关构造	无内韧带；闭肌痕一般都是双柱型；无耳翼及相关构造

（五）双壳纲的地史分布

双壳类最早的代表 *Fordilla* 出现于早寒武世。奥陶纪为双壳类主要辐射分化时期，生活方式除游泳和壳体固着种类外，其它各种类型皆已出现。志留至泥盆纪进一步分化出许多新类别，并出现了淡水类型。总的趋势是从显生宙以来逐步发展，至中生代开始迅速发展，现在达于全盛。其中具水管类型比不具水管类型增长远为迅速，其科数达后者的三倍，说明穴居是本纲成功的主要点。

在双壳动物整个演化过程中有四个转折点：第一个是奥陶纪初的辐射演化，由寒武纪17属34种猛增至奥陶纪199属，1419种，所有主要类别均已有代表。第二个是古、中生代之交大规模绝灭，60％的属和将近100％的种灭绝，并继之以高速的辐射演化。第三个是

三叠纪末的大规模绝灭（42%的属和90%以上的种），继以辐射演化。第四个是中、新生代之交的重大绝灭（马尾蛤目、大部分三角蛤类和叠瓦蛤类），继以辐射演化。双壳类的演化图型是一个由几个间断期和相对平衡期交替组成的，总体呈上升趋势的曲折线。

四、头足纲(Cephalopoda)

（一）一般特征

头足纲是软体动物门中发育最完善、最高级的一个纲，包括地史时期曾大量繁盛并具有重要意义的鹦鹉螺类、菊石、箭石和现代的章鱼、乌贼等，全为海生的食肉性动物，善于在水底爬行或水中游泳。头足动物两侧对称，头在前方而显著，头部两侧具发达的眼，中央有口，口内有角质颚片。腕的一部分环列于口的周围，用于捕食，另一部分则靠近头部的腹侧，构成排水漏斗，是独有的运动器官。漏斗向外伸出处，在外壳上留下一凹槽叫腹弯或称漏斗弯。头足动物的神经系统、循环系统和感觉器官等都较其它软体动物发达。雌雄异体。鳃四个或二个，四鳃者具外壳，如鹦鹉螺（图11—21）。二鳃类壳体被外套膜包裹而成内壳或无壳，如乌贼、章鱼。

头足纲的分类意见分歧较大，提高和增加分类级别是目前分类工作的主要倾向。本书

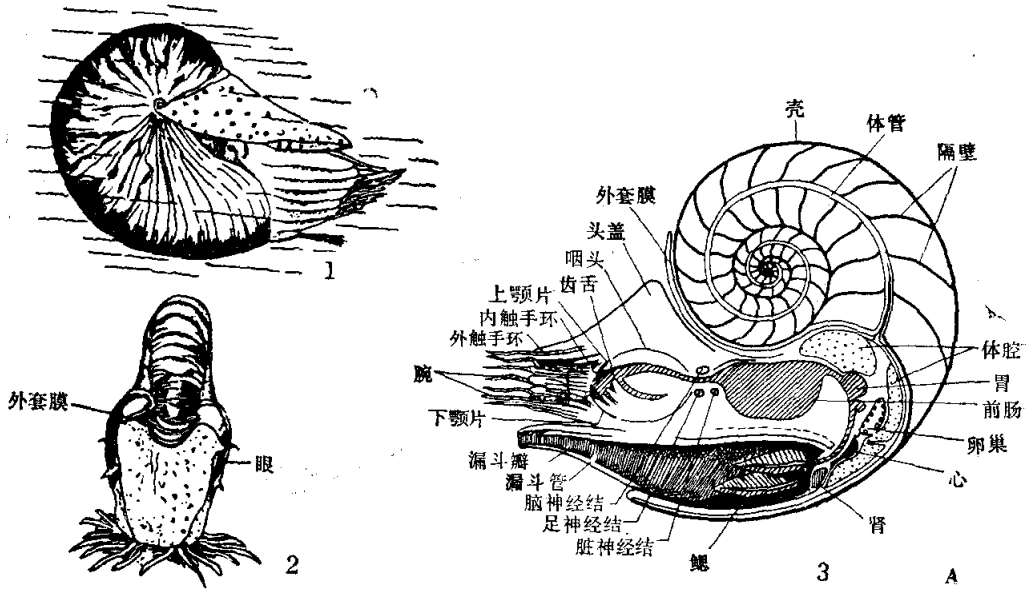


图 11—21　现代鹦鹉螺及其构造图

（1—2 据 Fenten, Denton, 3 据 Naef, 1928）

采用了《古生物学百科全书》（Glenister，1979）的分类，将头足纲分为下列七个亚纲：直角石亚纲、内角石亚纲、珠角石亚纲、鹦鹉螺亚纲、杆石亚纲、菊石亚纲和鞘形亚纲。前六个亚纲属外壳类，鞘形亚纲为内壳类。

（二）外壳类壳形及壳体构造

1．壳形　外壳类的壳形多种多样，有直形壳、弓形壳、环形壳和旋卷形壳，少数为螺旋形壳和异形壳（图11—22）。壳体大小差别很大，小者长5—6mm，大者长达 9m 左右。

平旋壳形中，壳每旋转一周称为一旋环，最后旋成的环为外旋环，外旋环以内的所有旋环称为内旋环。据旋卷程度，外旋环与内旋环接触或包围其一小部分称外卷(图11—22,9)；外旋环包围内旋环的侧面不超过一半为半外卷（图11—22，7)；若超过一半以上称半内卷（图 11—22，8)；外旋环完全包围内旋环或仅露出极少部分的内旋环则 称 内卷（图 11—22，6)。

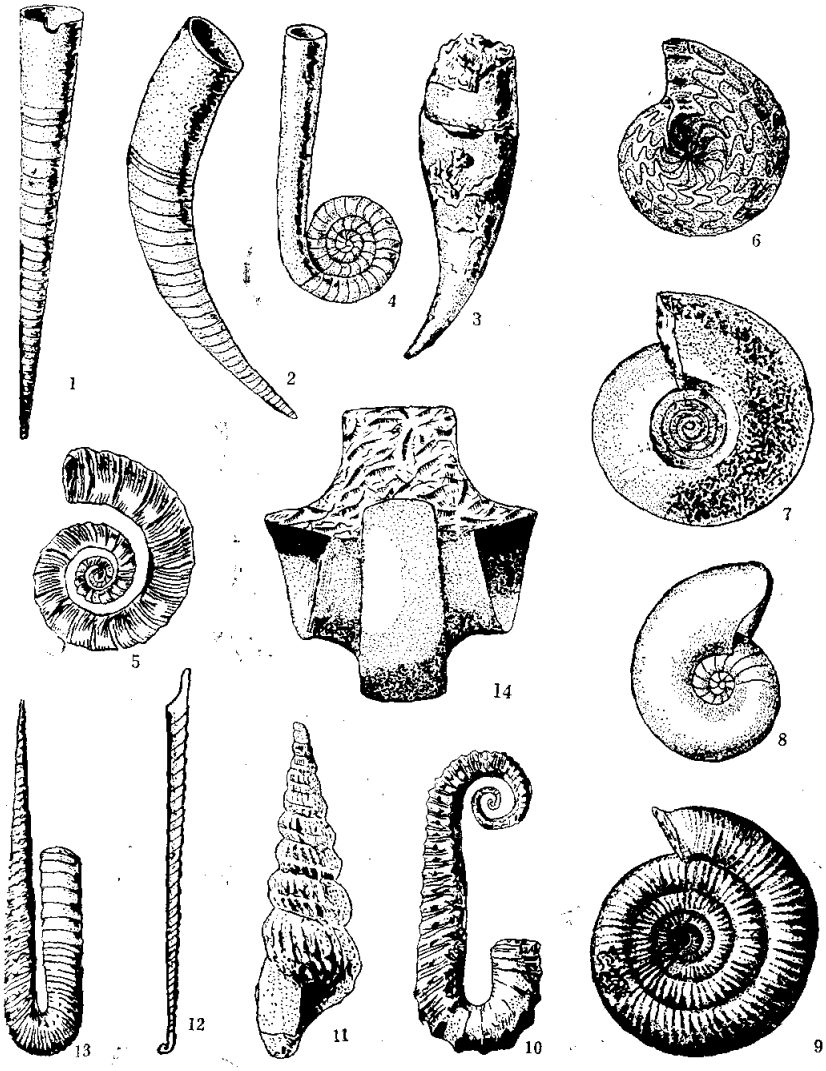


图 11—22 头足类壳形

（据 Руженцев, 1962）

1—直形壳；2—3—弓形壳；4—喇叭形壳；5—环形壳；6—内卷壳；7—半外卷壳；8—半内卷壳；9—外卷壳；10—钩状壳；11—螺旋壳；12—杆菊石壳；13—烟管状壳；14—轮状壳

旋卷形壳的横切面、旋环横断面的形状及腹部形态是鉴定属种的重要依据，观察时必须注意它们的形态构造（图11—23，1)。

2．壳的定向　在直壳或弯壳中，壳的尖端为后方，壳的口部为前方；通 常 生长线向后弯曲；与体管靠近的一侧为腹方，另一方则称背方；腹弯所在的一方为腹方。在平旋壳

中，壳口为前方，原壳为后方，旋环的外侧为腹方，内侧为背方。在弓形壳中，腹部位于凹侧者为内腹式壳，反之则为外腹式壳（图11—23，2）。

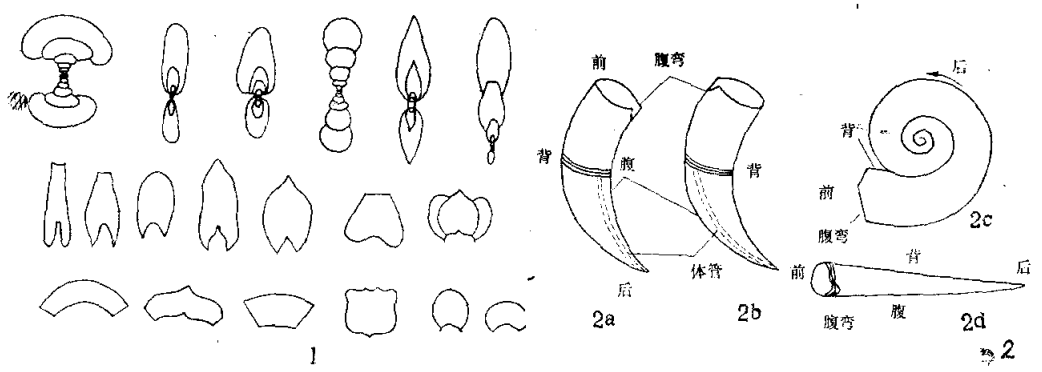


图 11—23　外壳类旋卷形壳的横切面、旋环横断面形状及其习惯定向
（据 Teichert, 1964）
1—旋卷形壳横切面（上排），旋环横断面（中排），腹部形态（下排）（据殷鸿福，1964）；2—外壳类壳的习惯定向：2a. 内腹式壳，2b. 外腹式壳，2c. 旋卷壳，2d. 直壳

3．壳饰　外壳头足类的壳面，有的光滑，有的具装饰。在壳的生长过程中形成平行于壳口边缘的纹、线称为生长纹、生长线，与壳体旋卷方向相平行的纹、线叫纵旋纹、纵旋线。与壳体旋卷方向相垂直的肋叫横肋。横肋类型繁多，按其分布可分为疏的、密的和束状的；按其形状有凸、双凸、凹、双凹、波状、镰形、之字形、闭锁形等。有时横向与纵向纹线相交成网状纹饰。不少类别还具有壳刺和瘤状突起。某些种类还具有收缩沟构造，其方向与生长线相一致，每旋环上有3—10条不等。

4．壳的基本构造　壳体最初形成的部分为原壳，随着生物体的增长和前移，软体周缘部分分泌的壁称壳壁，而后缘部分分泌横向隔壁来支持软体。由于生物体继续前移，外壳壁不断增长，而软体后部便与原来隔壁分离，达一定距离后，生物体前移暂时停止，又产生了新的隔壁，这样隔壁把壳体分为许多房室，最前方具壳口的房室最大，为软体居住之处，叫住室，其余各室充以气体和液体，用以调节身体比重，控制沉浮称气室（图11—24，1、2），所有气室总称为闭锥。菊石壳的住室变化很大，有的很短，有些长达一个半旋环，有些种类成年期住室常形成离心状，使最外一旋环呈各种不同形态，形成各种异形壳。住室最前端软体伸出壳外之口称壳口，壳口形态也是多种多样，最常见的为圆形、椭圆形，普遍存在腹弯，有些中生代的菊石在壳口的腹缘有一长尖突出物，叫腹鞘，有些种类在壳口侧缘有舌状的突起，叫侧突（图11—24，3）。菊石的壳口上常有口盖，其成分为石灰质或角质，相当于鹦鹉螺的头盖或腹足类的厣，当软体缩入壳内时，口盖将壳口封闭以保护软体。口盖可以分为二大类，单口盖为一片角质薄片，它不能完全封闭口部；双口盖是由一对大致呈三角形微向外凸的石灰质片组成，两薄片中间有一条直的接合线。另有一种由双口盖接合而成的合口盖（图11—24，4）。菊石口盖大多数与壳分开保存，因此口盖被单独作为一个分类单位来研究。口盖由早泥盆世开始出现，但古生代和三叠纪很少，而且出现的是单口盖。双口盖主要产于侏罗、白垩系，而合口盖仅见于上白垩统。

平旋壳体的两侧中央下凹部分称为脐，脐内四周壳面叫脐壁；脐的外缘其棱状部分即脐壁与外旋环壳侧面相交处为脐棱或脐线或脐缘。内外两旋环之交线称脐接线。

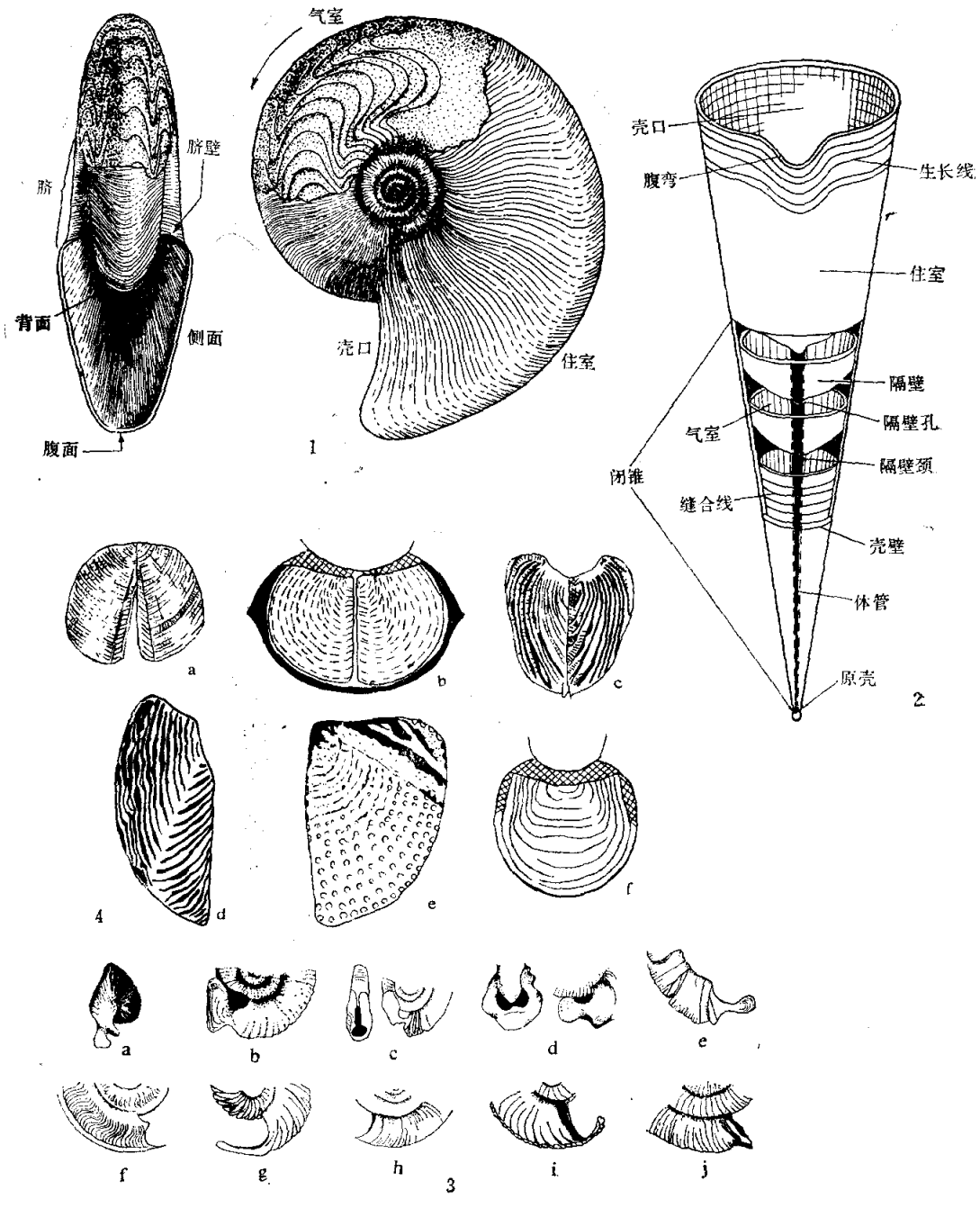


图 11—24　外壳类壳的形态和构造

1—菊石壳结构位置图（据 Miller and Furnish, 1957）；2—直角石壳的构造（示意图）（据 Tasch, 1980）；3—菊石口部形态：a—旋环离心，b、j—缩环，c、d—侧突包住前一旋环，e—侧突，f—腹鞘，g、i—腹突，h—圆形壳口（据 Arkell, Kummel & Wright, 1957）；4—菊石口盖类型：a—合口盖，b、c—双口盖，d、e、f—单口盖

（据 Руженчев, 1962）

头足类软体后端有一肉质索状管（体管索），自住室穿过各气室而达原壳，因此每一隔壁上都具有被体管索所经过的隔壁孔。沿隔壁孔的周围延伸出的领状小管称为隔壁颈，隔壁颈向后方或外后方弯曲，其长度不一，短者1—2 mm，长者可达1—2个气室。根据长度、直弯等特征可分为九种类型：无颈式、斜颈式、直颈式、弯颈式、亚直颈式、半颈式、亚全颈式、全颈式、长颈式（图11—25，1）。隔壁颈之间或其内侧常有环状的小管相连，这种环状物为连接环。连接环厚薄不一，简单或复杂。

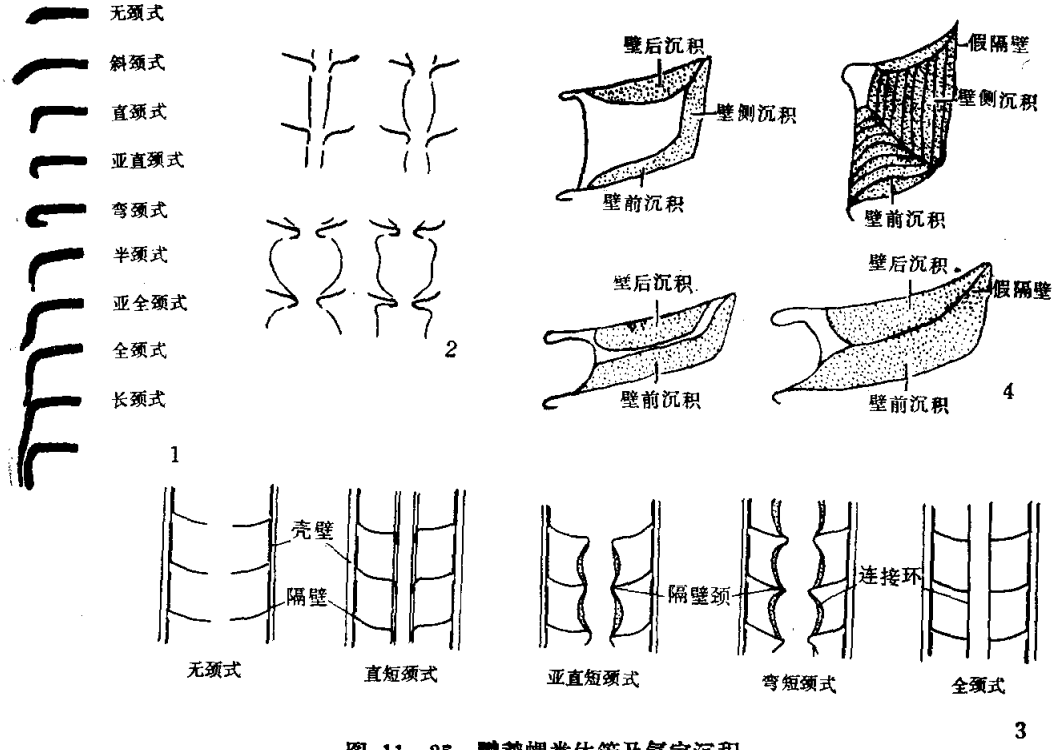


图 11—25 鹦鹉螺类体管及气室沉积

1—鹦鹉螺类隔壁颈类型（据 Teichert and Glenister, 1954）；2—鹦鹉螺类体管形状（据成都地院《古生物学》，1975）；3—鹦鹉螺类体管类型（据 Shrock & Twenhofel, 1953）；4—气室沉积类型（据 Teichert, 1964）

头足类壳中有一条贯通原壳到住室的灰质管道，它包围着软体的肉质体管索，这叫体管（图11—24，2），它由隔壁颈和连接环组成。体管一般位于壳体中央或腹部，少数位于背部。体管的形状一般为细长的圆柱形，但也有些呈串珠形（图11—25，2）。隔壁颈由隔壁孔向后方延伸的体管为后伸体管，反之向前方延伸叫前伸体管。

一般根据隔壁颈的长短、弯曲程度和连接环形状，体管可分为五个类型（图11—25，3）：隔壁颈甚短或无，无连接环的无颈式；隔壁颈短而直，连接环直的直短颈式；隔壁颈短而直，仅尖端微弯，连接环微外凸的亚直短颈式；隔壁颈短而弯，连接环外凸的弯短颈式；以及隔壁颈向后延伸，达到或超过后一隔壁，连接环有时存在的全颈式。

某些鹦鹉螺类在体管内具有体管形成后的沉积物，主要有下列几种类型（图11—26）：

（1）横隔板或称闭板——是横过体管的板状沉积物，常见于古生代早期的鹦鹉螺类；

（2）内锥——由许多锥形板在体管内叠垒而成的内锥体，顶端互相连接的一条管道称内

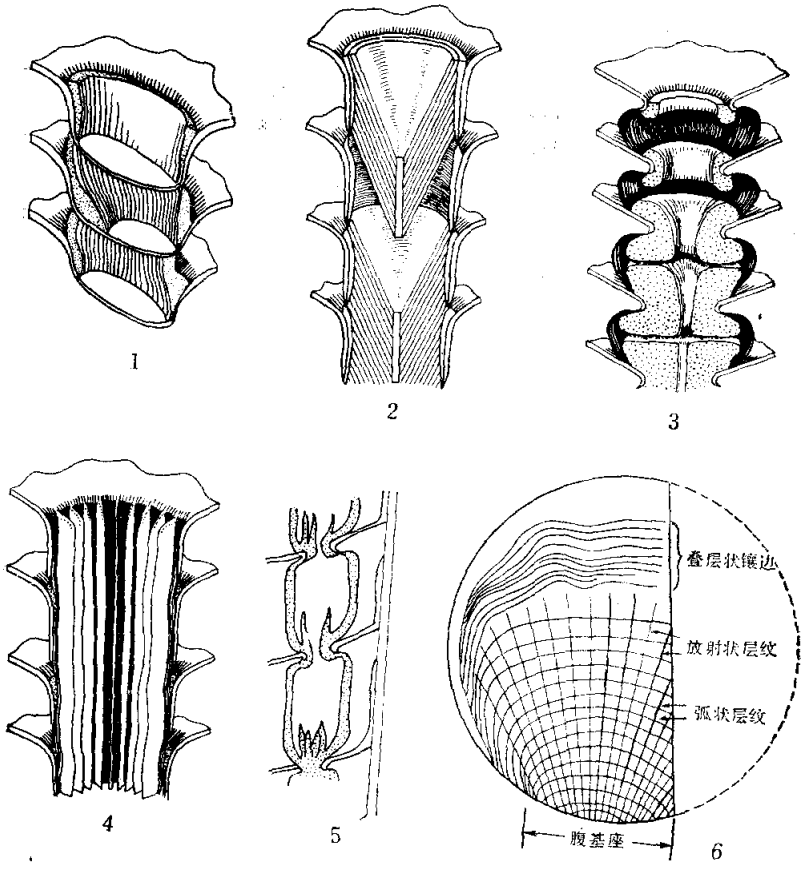


图 11—26　鹦鹉螺类体管内沉积

1—横隔板；2—内锥；3—环节状沉积；4、5—星节状沉积；6—斜叠层

（1—5 据 Teichert, 1964；6 据陈均远等，1981）

体管，最前方的圆锥空腔叫内体房，形似隔壁的称内隔壁，自内体房或内体管向外体管延伸的纵板状构造称体隙，仅在横切面上能见到；（3）环节状沉积——隔壁孔内沉积的环状物，沿隔壁颈处向内增生，最后留下中空管道亦叫内体管。有时有自内体管向外放射的管道，称内支管或放射管；（4）星节状沉积——由许多从体管壁向中心延伸的辐射状纵板所组成，分节或不分节；（5）斜叠层——体管内叠层状物，向前微倾，不分节。

除体管内的沉积物外，许多古生代鹦鹉螺类的气室内尚有各种沉积物（图 11—25，4），按其沉积的位置可以分为：壁前沉积、壁后沉积、壁侧沉积、环颈沉积。壁前沉积和壁后沉积之间的接触线貌似隔壁，故称假隔壁。气室和体管内沉积物大部分集中在近腹部，后部又比前部发育，这可能是使生物重心由前端移向中央并靠近腹部，以保持生物体的平衡。

缝合线　隔壁边缘与壳壁内面相接触的线叫缝合线。一般情况下，只有外壳表皮被剥去以后，才露出缝合线。隔壁不褶皱的类别，其缝合线平直；反之缝合线显著地弯曲。平旋壳形的缝合线可以分为内外两部分，自腹中央经两侧面到脐接线的部分为外缝合线；自脐接线经过背部到另一面的脐接线部分称为内缝合线。缝合线向前弯曲的部分称鞍，向后弯曲的部分便称叶。最基本的叶有四个，位于腹部的腹叶，位于背部的背叶，位于侧面的侧

叶和位于脐线或脐接线内外部分的脐叶。由脐叶或脐鞍再分出许多小的叶和鞍，合称为助线系。助线系在脐接线外面的可见部分称悬叶，如悬叶中分出独立的叶、鞍则称为助叶和助鞍。侧叶与助叶之间若另有一侧叶，则前一侧叶为第一侧叶，后者称为第二侧叶。腹叶与第一侧叶之间的鞍为第一侧鞍，第一侧鞍内方的鞍为第二侧鞍。有些类别由第一侧鞍再行分化，形成形似第一侧叶的次级叶，称为偶生叶。内缝合线的叶和鞍大致和外缝合线相似，除背叶外，亦有相当的侧叶和侧鞍，在描述时加“内”字，以区别外缝合线上的叶和鞍（图 11—27，1）。

头足类缝合线根据隔壁褶皱的程度，分为五种类型（图 11—27，2）；鹦鹉螺型——平直或平缓波状，无明显的鞍、叶之分；无棱菊石型——鞍叶数目少，形态完整，侧叶宽，浑圆状；棱菊石型——鞍叶数目较多，形态完整，常呈尖棱状；齿菊石型——鞍部完整圆滑，叶再分为齿状；菊石型——鞍叶再分出许多小叶。

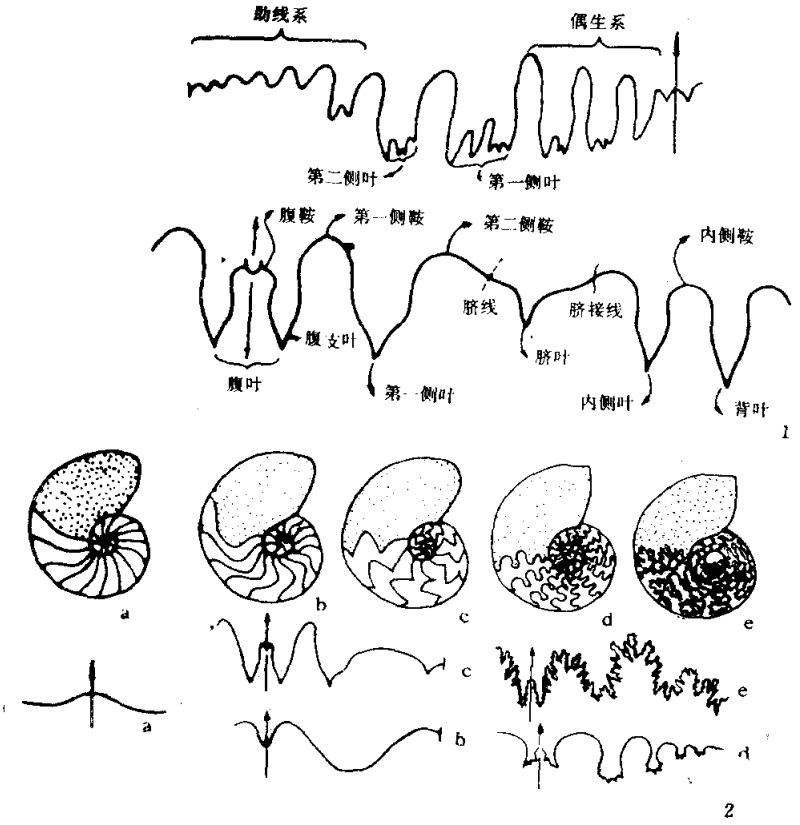


图 11—27　头足类缝合线图

（引自赵金科等，1965）

1—菊石缝合线的要素；2—头足类缝合线类型：a.鹦鹉螺型，b.无棱菊石型，c.棱菊石型，d.齿菊石型，e.菊石型

缝合线在分类和演化上都具有重要的意义，当研究菊石的个体发育与系统发生的相互关系时，缝合线的研究提供了极好的例证，如史密斯（J. P. Smith）在 1929 年曾指出“据对二叠纪 Medlicottid 类缝合线的研究，它是由石炭纪的 *Pronorites* 演化而来，它们之间还应有中间属”。随后他证明晚石炭世的 *Uddenoceras* 和 *Uddenites* 就是它们的中间类

型，但同时又指出，上二者间还少一个中间类型，这个过渡类型果然于翌年（1930）为另一学者所发现，被命名为 *Prouddenites*（图 11—28）。

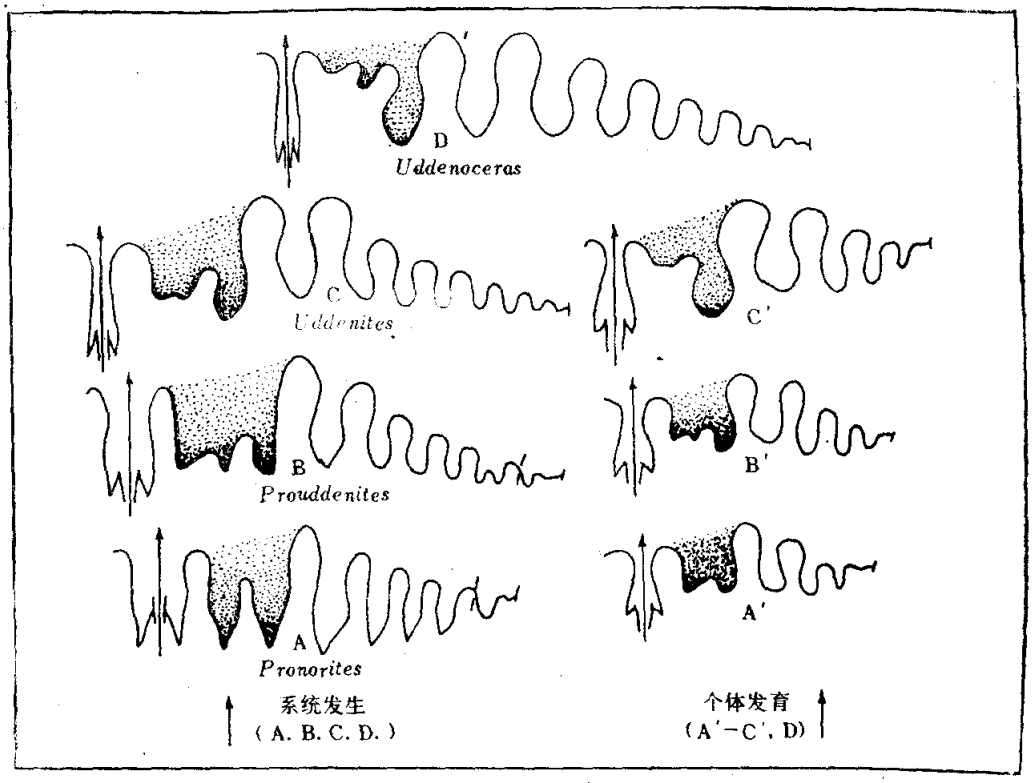


图 11—28 *Uddenoceras* 的个体发育和系统发生
（据 Miller et al., 1957）

（三）外壳类的分类

包含六个亚纲，各亚纲特征见表 11—4。

杆石亚纲是鹦鹉螺亚纲演化为菊石亚纲的中间环节，因杆石类具球状的原壳和位于边缘的小体管（图 11—30，1）这二个重要的特征与菊石一致。*Cyrtobactrites* 可能是杆石向菊石类演化的过渡类型（图 11—30，2）。我国仅在下泥盆统找到 *Lobobactrites*。

（四）内壳类——鞘形亚纲（Coleoidea）

本类动物因具有两个鳃，又称二鳃亚纲（Dibranchiata）；因壳常被软体包裹，故又名内壳亚纲（Endocochlia）。除鹦鹉螺一属外，现生头足类均属此亚纲。鞘形类具有八个或十个腕，腕上具吸盘。根据腕的数目、贝壳的有无和壳结构等特点分为五个目（Jeletzky，1965，1966）：沟箭石目、闭箭石目、枪形目、乌贼目、真箭石目，其中真箭石目的种属数量在化石鞘形类中占优势。

真箭石目中的箭石亚目保存化石较多，是中生代重要标准化石之一，而且可利用箭石氧同位素的测定，了解古海洋的温度。

箭石壳分前甲、闭锥和鞘三部分（图11—31，2），最早生成部分为原壳，此后向前连续生成闭锥，软体仍固着于闭锥体中，再向前产生前甲，其后外套膜迅速增长，向后折返，包围闭锥，依次一层一层地堆积钙质形成鞘。鞘是箭石通常保存为化石的部分，位于后

表 11—4　头足纲外壳类分类表

亚纲名	主要壳形	体管				缝合线类型	时代	典型化石属
		大小	位　置	体管类型	体管内沉积			
直角石亚纲	壳小到大，直形壳或弓形壳，长形壳或短形壳	小或较小	大多位于中央，有的接近边缘	无颈式、直短颈式或弯短颈式	环节状沉积、斜叠层或无，有时具横隔板	鹦鹉螺式	ϵ_3—T	*Sinoceras*（图 11—29,1）
内角石亚纲	壳小至大，一般为长直形壳，少数弓、环形壳	小至大	腹部或近中心	无颈式至全颈式	内锥，有的具星节状沉积或横隔板	鹦鹉螺式	ϵ_3—S_2	*Vaginoceras*（图 11—29,2）
珠角石亚纲	壳中等到大，直形壳或弓形壳	较大至大串珠状	大多数位于腹部	弯短颈式或全颈式	环节状沉积，有的具横隔板	鹦鹉螺式	ϵ_3—C	*Armenoceras*（图 11—29,3）
鹦鹉螺亚纲	壳小至大，一般为平旋壳，少数为环形壳、弓形壳	小，有的较大	近中心	直短颈式，亦有弯短颈式	少数具星节状沉积或附壁沉积	鹦鹉螺式	O—Rec.	*Discoceras*（图 11—29,4）
杆石亚纲	壳小，圆锥形或弯锥形，长形或短形	小	腹部	隔壁颈短	无	鹦鹉螺式或无棱菊石式	O—T	*Lobobactrites*（图 11—29,5）
菊石亚纲	壳小到大，大多数为平旋壳，少数为异形壳	小	大多数位于腹部，海神石类体管位于背部	前伸或后伸	无	无棱菊石式 棱菊石式 齿菊石式 菊石式	D_1—K	*Goniatites*（图 11—29,6） *Ceratites*（图 11—29,7） *Arietites*（图 11—29,8）

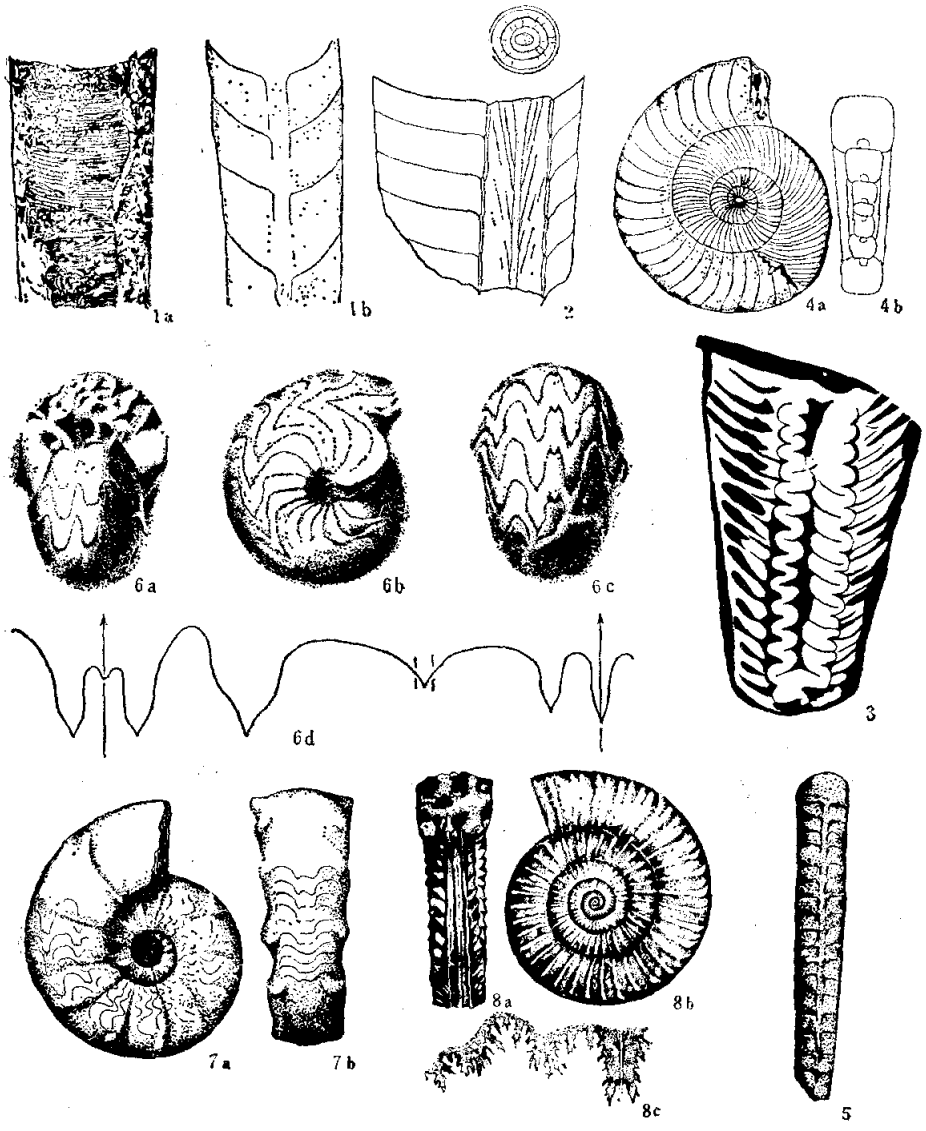


图 11—29 头足纲外壳类各亚纲化石代表

1—直角石亚纲 *Sinoceras chinense* (Foord)，1 a. 外形，1 b. 纵切面，均×2，O_2；2—内角石亚纲 *Vaginoceras* sp.，纵切面，×0.5，O_2；3—珠角石亚纲 *Armenoceras richthofoni* (Frech)，纵切面，×1，O_2；4—鹦鹉螺亚纲 *Discoceras eurasiaticum* Frech，4 a. 侧视，4 b. 横断面，×2/3，O_2；5—杆石亚纲 *Lobobactrites kwangsianus* Chao，纵切面，×1.5，D_3；6—8—菊石亚纲：6—*Goniatites choctawensis* Shumard，6 a. 前视，6 b. 侧视，6 c. 腹视，皆×1.8，6 d. 缝合线，×3.6，C_1；7—*Ceratites nodosus* Haan，7 a. 侧视，7 b. 腹视，×1/2，T_2；8—*Arietites bucklandi* (Sow)，8 a. 前视，8 b. 侧视，8 c. 缝合线，×2/3，J_1

端，圆锥形或纺锤形，鞘面具纵向的腹沟或侧沟，鞘前面的锥形槽为容纳闭锥之处称为锥槽。闭锥呈锥形，被隔壁分成许多小室，近腹部有体管。前甲是闭锥背部长而薄的舌状突起，性脆难以保存成化石。

鉴定箭石标本应注意下列特征：鞘的形状、纵沟特征、鞘尖的形状、鞘面的纹饰、锥槽的位置及深浅等。

箭石类最早出现于早石炭世，繁盛于侏罗纪和白垩纪，至始新世绝灭。*Belemnopsis*

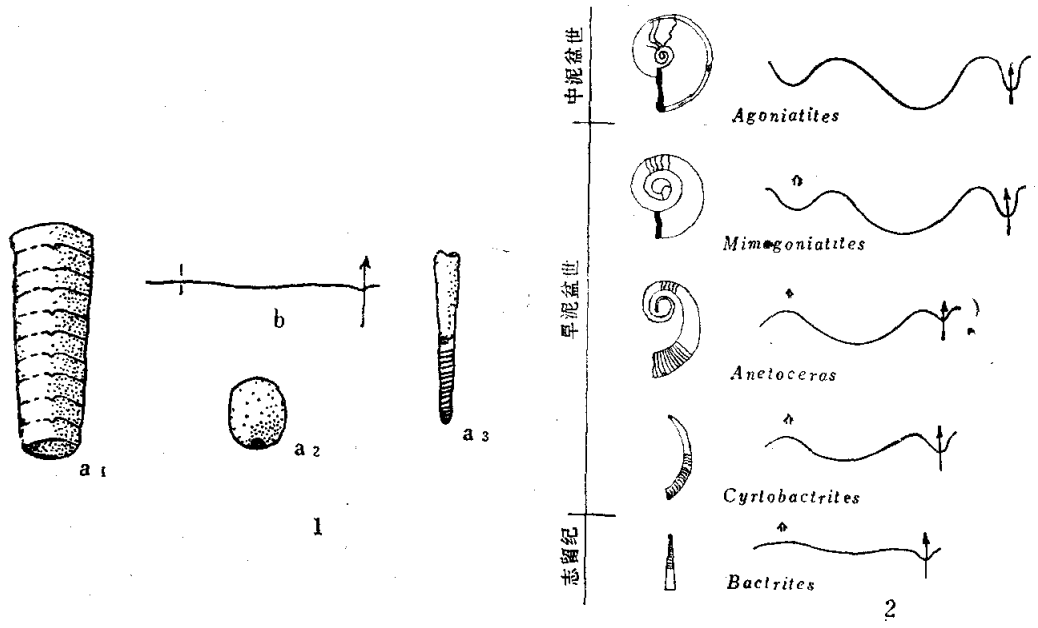


图 11—30　杆石类代表

1—杆石缝合线及体管，a—*Bactrites arkonensis*，a_1。内膜腹视，示缝合线腹叶，×3；a_2。横断面，示腹侧体管，约×3，a_3。完整外壳，约×2/3；b—*Bactrites schlotheimii* Quenstedt 的缝合线（引自 Easton，1960）；2—直壳的杆石类向旋壳的无棱菊石类之过渡（据 Wiedmann，1966）

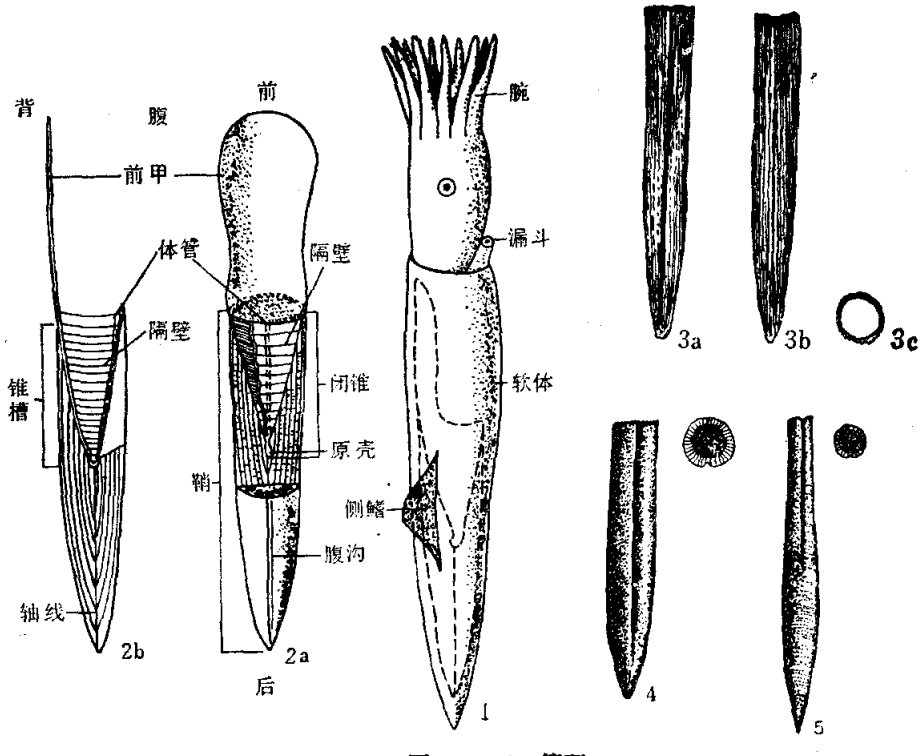


图 11—31　箭石

1—箭石复原图；2—箭石硬体构造图（据 Schnyder and Rieber，1986）；3—*Aulacoceras sulcatum* var. *minor* Bülow；3a. 腹视，3b. 侧视，3c. 横切面，均×0.5，T_3；4—*Belemnopsis gerardi* (Oppel)，×1/3，J_2；5—*Hibolithes subfusiformis* (Raspail)，×1，K

（似箭石）和*Hibolithes*（希波尔箭石）是我国常见的保存鞘的箭石化石（图 11—31，4、5）。

（五）头足纲生态

现代头足动物都是海生的，化石头足类都保存在含有其它各种海生生物化石的地层内，因此可以认为地史时期的头足动物也是海生的。

现代内壳头足动物，都是营游泳生活。推测中生代的箭石也具游泳能力，但因有笨重的鞘，其游泳能力较差。

现代具外壳头足类仅存 *Nautilus* 一属，它生活在浅海区，也可达较深的海区，营游泳及底栖爬行生活。外壳头足动物化石都具有气室，壳壁较薄，壳面的脊和瘤内部也是空的，因此推测外壳头足类都具有一定的游泳能力。由于它们具有各种不同的壳形，游泳能力有所差别，壳旋卷较紧、腹缘尖锐、壳体扁平呈流线型、壳面光滑、缝合线复杂者是善于快速或长距离游泳的较深水类型；而壳体膨凸、腹部圆厚、壳饰发育、缝合线简单的类型则是不善于游泳的。直锥形壳体中，长锥形壳、体管细小、气室内无沉积物者，如直角石类，一般是沿水平方向或尖端向上斜的游泳种类；体管粗并靠近腹部，气室、体管沉积物发育者，如内角石、珠角石类，是属栖息海底的类型；壳短粗呈流线型者，如袋角石类，它们在成年期时并不保存它整个发育期间的壳，周期性的截去其壳的始端，而使壳体平衡，同时此类动物壳内无沉积物或沉积物很少，因此是善于游泳的动物；另一类壳体短粗，口部收缩为裂缝状的头足类，如短粗角石类是底栖爬行或浮游的类别。少数外壳类呈螺塔状或蠕卷状，由于壳体笨重，仅能在海底爬行或营底栖固着生活（图 11—32）。

头足动物一般都有很广的地理分布，这一方面是由于大多数营游泳或漂游生活，可漂游很远。另一方面，由于动物死后，软体腐烂或从外壳上脱落，这时充满气体的外壳便漂

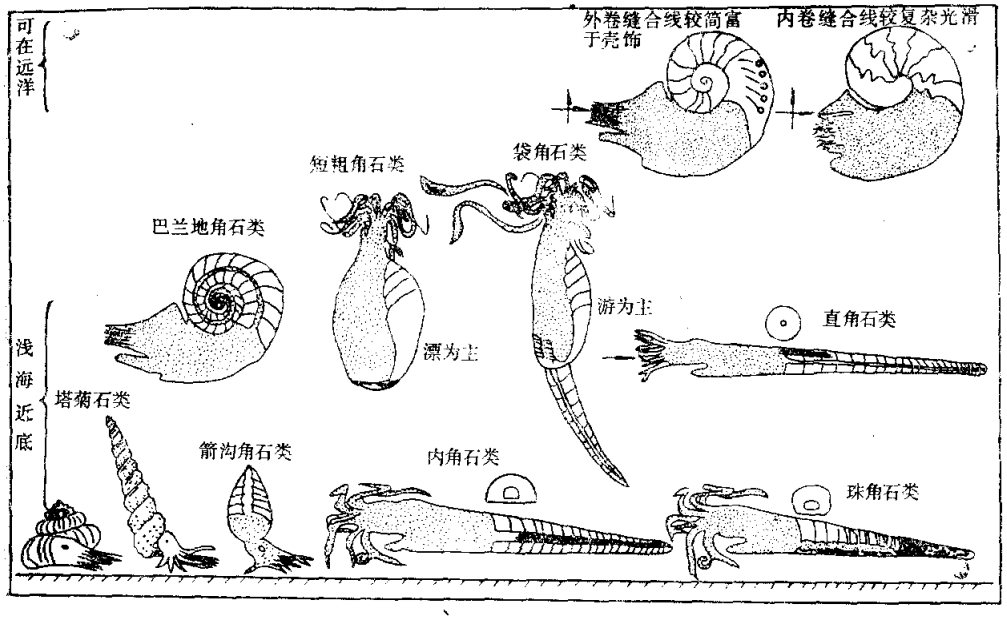


图 11—32　外壳头足类生态示意图

（据殷鸿福，1964，略改编）

→表示可能的游泳方向

浮水中，而被海流运到远处。由于头足类演化很快，属种生存的地质时间短，再加上地理分布广的特点，使它们当中的许多种类成为标准化石，可以对比远距离的地层。

（六）头足纲的演化趋向及地史分布

演化　外壳头足动物化石中，不少保存得很完整，为研究这类生物的演化提供了有利的条件。经研究，鹦鹉螺、直角石、内角石、珠角石等亚纲及菊石亚纲的演化都有一定的趋向性。鹦鹉螺等亚纲的演化趋向为：缝合线由简单到复杂，早古生代为圆环形或仅有微弱的弯曲，到晚古生代缝合线弯曲比较显著，有明显的鞍和叶，中生代则发育有非常显著的鞍和叶；壳形由直至微弯到旋卷，由外卷到内卷；体管由小变大，然后又由大体管演变为小体管。

菊石亚纲演化趋向是最引人注目的，大致有下列几方面：（1）缝合线由简单到复杂，无棱菊石型→棱菊石型→齿菊石型→菊石型。无棱菊石型缝合线局限于早、中泥盆世，棱菊石型缝合线多为晚古生代，也可延续至三叠纪。早石炭世后期出现的齿菊石型缝合线，成为三叠纪菊石缝合线的主要类型。具菊石型缝合线的菊石虽然早二叠世已经出现，但主要繁盛于侏罗纪和白垩纪。在白垩纪时，一部分菊石型缝合线又简化为假齿菊石型和假棱菊石型。这个演化顺序不但可以从它们地史上的出现先后得到证明，而且也可在个体发生史中重演，如 *Dactylioceras*（指菊石）幼年期缝合线为棱菊石型，成长过程中逐渐复杂，成年期时为菊石型。缝合线的复杂化演变，是生物内在机体为适应于永远变化着的环境而不断变异的结果，是为了增强壳的外壁以抵抗静水压力，使头足动物在不同海水深度中活动时防止壳体的破裂。（2）壳饰由光滑→简单壳饰→复杂壳饰。古生代菊石以光滑为主，从中生代起，具肋类型占优势，至侏罗、白垩纪时，多数具有复杂的网、瘤、刺及肋多次分叉等的壳饰。（3）壳形由不旋卷、松卷→正常旋卷→变扁平或膨大→异形壳。（4）古生代的菊石壳口多呈圆形或椭圆形，普遍具腹湾，口盖以单口盖为主，而中生代菊石其壳口具腹鞘或侧突，且多为双口盖。（5）个体由小变大。（6）隔壁颈由后伸→前伸，泥盆纪菊石均具后伸体管，石炭二叠纪时，有些菊石在个体发育后期，体管转向前伸，从中生代起，体管全部变为前伸，体管的位置由中心逐渐移向腹侧。

通过对菊石个体发育的研究，一般认为菊石亚纲由古生代鹦鹉螺演变而来，可能是经过杆石亚纲的弓杆石而演化为泥盆纪的棱菊石类，再由棱菊石类演化为其它的菊石。鞘形亚纲也是由杆石类演化而来。

地史分布　鹦鹉螺类自晚寒武世开始出现，是一些形体小，构造简单，隔壁颈短和壳体略弯的类型。奥陶纪时迅速发展，趋于极盛，壳体增大，不少属种的体管构造比较复杂，除直壳类型外还出现于平旋壳类型。至志留—泥盆纪时，鹦鹉螺类开始衰落。三叠纪末期，直壳类绝迹，旋卷类亦减少，至今只留下一属（图 11—21）。

菊石亚纲最早出现于泥盆纪初期，繁盛于中生代，白垩纪末期菊石即行绝迹。自泥盆纪至白垩纪末，菊石亚纲在地史上有四个繁盛期，第一个繁盛期在晚泥盆世，由海神石类及无棱菊石、棱菊石类的低级代表组成；第二期由晚石炭世至二叠纪末，主要是棱菊石类，其次为无棱菊石类的高级代表；第三期是整个三叠纪，由齿菊石类组成；第四期从早侏罗世至晚白垩世，由菊石类组成。

纵观头足动物的兴衰历史，大致可以分为三个阶段：（1）早古生代阶段，这时期的头足动物全为鹦鹉螺类，其缝合线均为简单的鹦鹉螺型，在头足纲的演化史上处于早期阶

段。（2）晚古生代至中生代阶段，这一时期以菊石类和箭石类为主，鹦鹉螺居于次要地位。（3）新生代阶段，新生代的头足动物以内壳类的繁荣为特征，鹦鹉螺类仅个别分子残存于海洋中，箭石亦在本期初灭绝，鞘形亚纲的八腕类和十腕类十分繁盛，代表了头足动物发展史上的高级阶段。

五、竹节石纲(Tentaculita)

竹节石是一类已经绝灭的海生动物，其动物学上的分类位置至今尚未十分确定，一般认为应属软体动物门的一个纲。竹节石由于演化迅速，数量多，分布广，对志留纪和泥盆纪地层划分、对比及阐述岩相古地理、古环境等均有重要意义。

竹节石壳呈细长的圆锥形，近辐射对称，由钙质组成。个体一般长 1—10 mm。壳的顶端为初房，呈尖锥形、钝锥形或滴珠形，有的顶端还发育有细长的顶刺。壳的顶角通常为 2—10° 左右。有些竹节石近壳顶部分的壳体内部被隔壁分成数个房室，内部充以气体，不具体管。壳体放大张开的一端为壳口（图 11—33，1）。壳壁由平行于壳长的纤维状方解石组成，分为内外两层（图 11—33，2）。壳面大多数具有平行于壳口、大小不一、间距不等的各种横环，横环呈浑圆、角状或波状。除横环外，还可有与横环垂直相交的纵肋及较细的横纹和纵纹，也有的壳面光滑（图 11—33，3）。壳的内壁光滑或呈环节状。

竹节石的分类主要根据其初房形态、壳面纹饰和壳壁构造等特点，通常分为三个目，各目特征比较如下表。*Tentaculites*, *Nowakia* 和 *Styliolina* 是三个目的代表性化石（图 11—33，4—6）。

特征 / 目名	初房形态	壳面纹饰	壳壁构造	时代
竹节石目 (Tentaculitida)	尖锥状	横环发育	壁厚，壳内壁光滑或呈环节形	O—D
塔节石目 (Nowakida)	球形或滴珠形	横环、纵肋	壳壁厚一薄，壳内壁光滑或呈环节形	D
柱节石目 (Styliolinida)	锥形、滴珠形	光滑或具纵肋	壳壁薄，壳内壁光滑	S—D

竹节石全系海生，营底栖或浮游生活，具有薄壳、气室的竹节石适于浮游，属广海浮游类生物。厚壳型竹节石壳壁厚，体重，不具隔壁，与底栖生物共生。

竹节石始见于奥陶纪，志留纪时增多，泥盆纪最盛，到泥盆纪末就绝迹了。竹节石化石在我国南方分布十分广泛，在黑龙江、新疆、甘肃、西藏珠穆朗玛峰等地均有发现。在泥盆纪地层里化石最为丰富。我国华南泥盆系已建立 15 个竹节石化石带，对划分和对比泥盆系起着重要的作用。

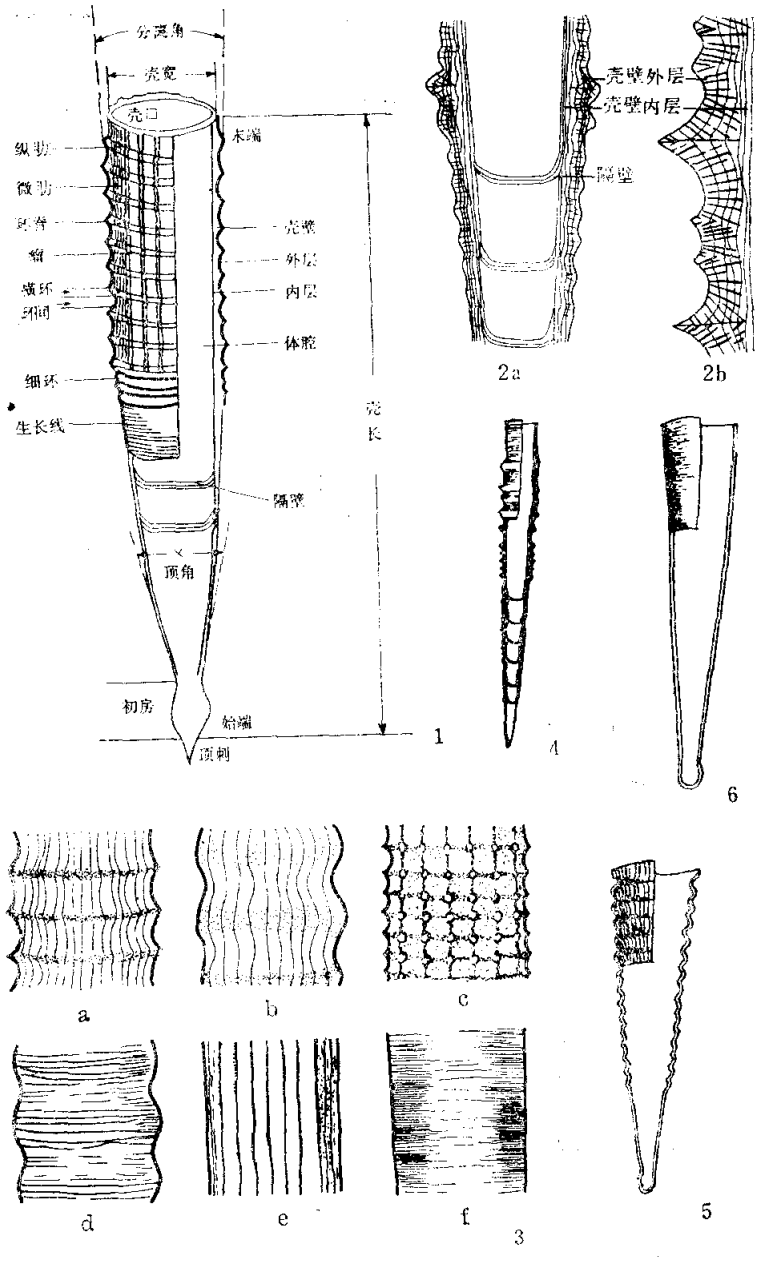


图 11—33 竹节石

1—竹节石构造形态综合示意图（据蒋志文，1977）；2—壳壁微细构造：2a.壳体纵切面，2b.部分壳壁放大（据B. Boucek，1964）；3—竹节石类各种纹饰：a.尖环、细肋，b.低环、细肋，c.方格状、瘤，d.低宽横环，e.纵肋，f.生长纹（据B. Boucek，1964），4—*Tentaculites* sp.，×4，D；5—*Nowakia* sp.，×16.5，D；6—*Styliolina grandis* Lyashenko，×16.5，O

六、软舌螺纲(Hyolitha)

软舌螺是分布在寒武纪初至二叠纪的一类锥壳状化石。其动物学分类位置同竹节石一样，尚不十分确定，通常认为应属软体动物门，作为单独一纲。软舌螺类对下寒武统及寒

武系与震旦系界线地层的划分和对比起着重要的作用。

软舌螺壳直或微弯，两侧对称，呈塔状、圆锥状或纺锤状。长 1 mm—15cm。壳的顶端为初房，呈球形、圆锥形或滴珠形（图 11—34，3）。壳的顶角 10°—40° 左右。初房之前的始部壳内有些具隔壁，划分出许多气室，代表壳体的幼年阶段。壳体的最前端为一大的住室，呈圆桶状，说明已到了成年期（图 11—34，1）。但整个壳内无隔壁孔及体管，而不同于头足类。壳口呈平截状，无明显的延伸，或在壳口的一边具有向前方作舌状延伸的口唇。口部具口盖，形状与口缘一致，盖顶偏离中心，呈低锥形、亚三角形、亚方形，其表面饰以同心纹或放射纹，内面有成对的肌痕。口盖的背侧内缘还有齿，作铰合之用。少数类型在口部保存有一对针形弯曲的附肢，向两侧外伸（图 11—34，2）。

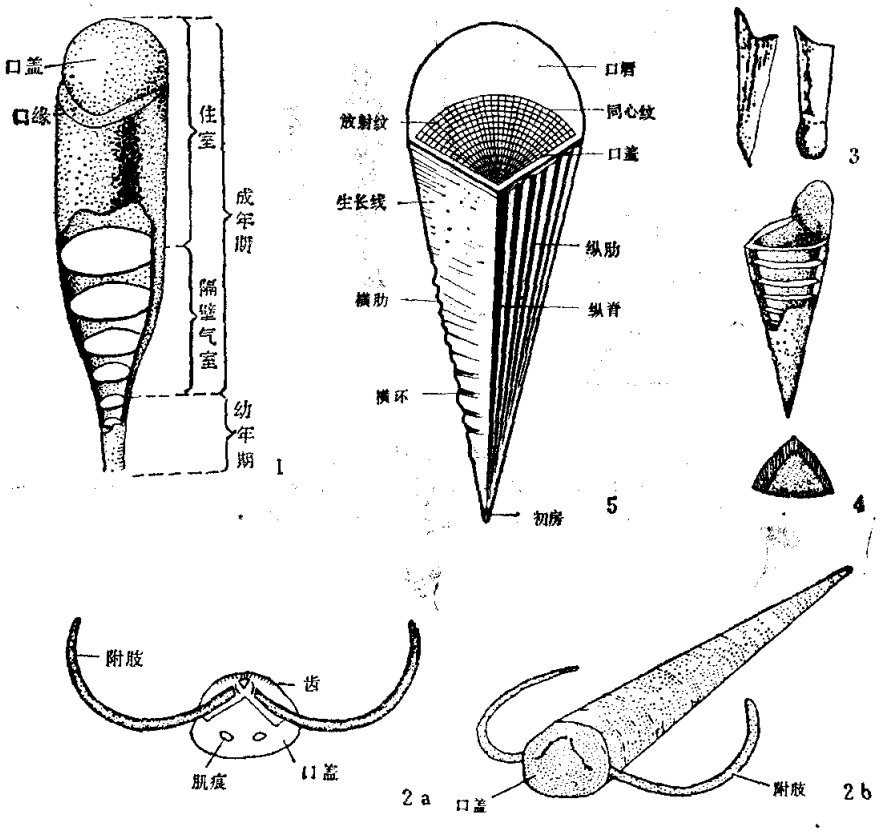


图 11—34　软舌螺基本构造

1—软舌螺构造图（据 Друщиц 等）；2—软舌螺口盖和附肢（2a 引自南京大学“古生物学”，1980；2b 据 Tasch，1980）；3—软舌螺初房形态（据 J. Dzik，1978）；4—Phragmotheca，上一背腔构造，下一横断面（据 В. В. Друщиц 等，1958）；5—软舌螺壳体构造模式图（引自南京大学“古生物学”，1980）

壳面大多具生长线，有些有横向或纵向的肋、脊、沟，也有些是光滑的。壳内壁光滑或有微弱的纹饰。软舌螺与竹节石颇相似，但竹节石为辐射对称，软舌螺是两侧对称，易于区别。另外竹节石具明显的横环壳面纹饰，无口盖，也与软舌螺不同。

软舌螺纲的分类争议尚多。目前主要根据有无口唇将软舌螺纲分为二个目，即原始无唇软舌螺类—直管螺目（Orthothecida）和较进化的有唇软舌螺目（Hyolithida）。*Orthotheca* 和 *Hyolithes* 分别是两个目的典型代表（图11—35，1、2）。

软舌螺全为海生，营底栖游移、深水漂游和固着生活三种方式。在早古生代达到繁盛，尤其在寒武纪数量多，分布广，是早寒武世地层的重要分带化石。寒武纪的软舌螺类个体小，口缘平直，壳饰简单。奥陶纪时，数量较前减少，壳体构造比较复杂，口缘有唇，个体增大。到晚古生代时逐渐衰退，至晚二叠世全部灭绝。

在我国南方诸省区，寒武纪早期的软舌螺类化石十分丰富，往往是寻找寒武系底部磷矿层的“指示化石”。

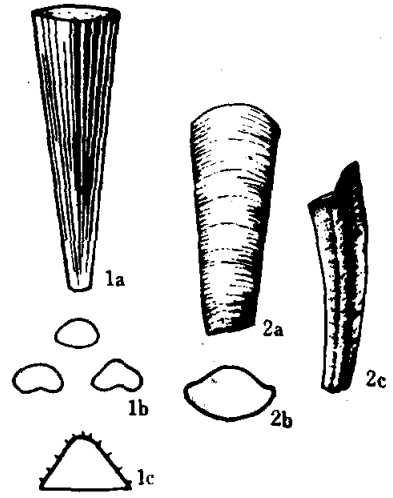


图 11—35 软舌螺类各目代表化石

1—*Orthotheca intermedia* Norak，1a.侧视，1b.横切面，1c.横切面，×3，D；2—*Hyolithes acutus* Eichwad，2a.腹视，2b，横切面，2c.侧视，×3，O

第十二章　节肢动物门(Arthropoda)

一、概　述

节肢动物门是动物界最庞大的一门，占现生动物的85%，包括大家熟知的虾、蜘蛛、蚊、蝇等以及已经绝灭的三叶虫。据统计单昆虫纲种数就超过100万。节肢动物对环境适应性很强，几乎遍布地球所有生态领域，部分寄生于动、植物体内外。这类动物一般雌雄异体，卵生，从寒武纪早期出现，一直繁衍延续至今。

节肢动物身体分布，体节已愈合成不同的部分，每一体节通常具一对附肢，附肢又分成若干关节相连的分节，故名"节肢动物"。

（一）节肢动物主要特征

1．体节愈合可分为头，胸、腹或头、胸、尾三部分，有的头胸合并为头胸部。

2．具几丁质外骨骼（甲壳），有时加入碳酸钙和磷酸钙，增强甲壳坚固性，甲壳不能随身体生长而增大，必须借助于周期性脱壳（蜕皮），去旧增新。

3．呼吸器官较复杂而多样，由于适应水、陆、空不同生活环境，呼吸器官各不相同，水生种类多用鳃呼吸，陆生种类多用气管进行气体交换。

4．神经系统、循环系统、排泄系统等较环节动物进步，尤其节肢动物的感官发达，绝大多数具眼。

（二）分类

现代节肢动物分类主要根据呼吸器官的性质及位置，身体分节特点以及附肢数目和构造特征；而古生物学中对节肢动物分类侧重于后两者，但各家意见不一。本书暂采用曼顿（S. M. Manton, 1969）的分类，将节肢动物门分为9个超纲，其中1—7超纲代表属见图12—1。

1．三叶虫形超纲（Trilobitomorpha）　可分三叶虫形纲（Trilobitoidea），寒武纪至泥盆纪；三叶虫纲（Trilobita），寒武纪至二叠纪。

2．有螯肢超纲（Chelicerata）　分为肢口纲（Merostomata），寒武纪至现代；蛛形纲（Arachnida），志留纪至现代。

3．坚角蛛超纲（Pycnogonida）　泥盆纪至现代。

4．甲壳超纲（Crustacea）　寒武纪至现代。包括9个纲，其中化石较多，有重要意义的是鳃足纲（Branchiopoda）和介形虫纲（Ostracoda）。

5．多足超纲（Myriapoda）　晚志留世至现代。

6．六足超纲（Hexapoda）　泥盆纪至现代，其中昆虫纲（Insecta）重要。

7．有爪超纲（Onychophora）　寒武纪至现代。

8．慢步超纲（Tardigrada）　现代

9．五口超纲（Pentastomida）　现代

以上各类中以三叶虫纲、介形虫纲、鳃足纲的叶肢介目以及六足超纲的昆虫纲化石较重要，本章将重点介绍。

二、三叶虫纲(Trilobita)

三叶虫是节肢动物门中化石最多的一类，已记述约有2000个属，1万多种。自早寒武世早期出现，至晚二叠世绝灭。三叶虫海生底栖或漂游。身体扁平，被以坚固的背甲，腹侧为柔软的腹膜和附肢（图12—1,1)。背甲为两条背沟纵向分为一个轴叶和两个肋叶，三叶虫因而得名。

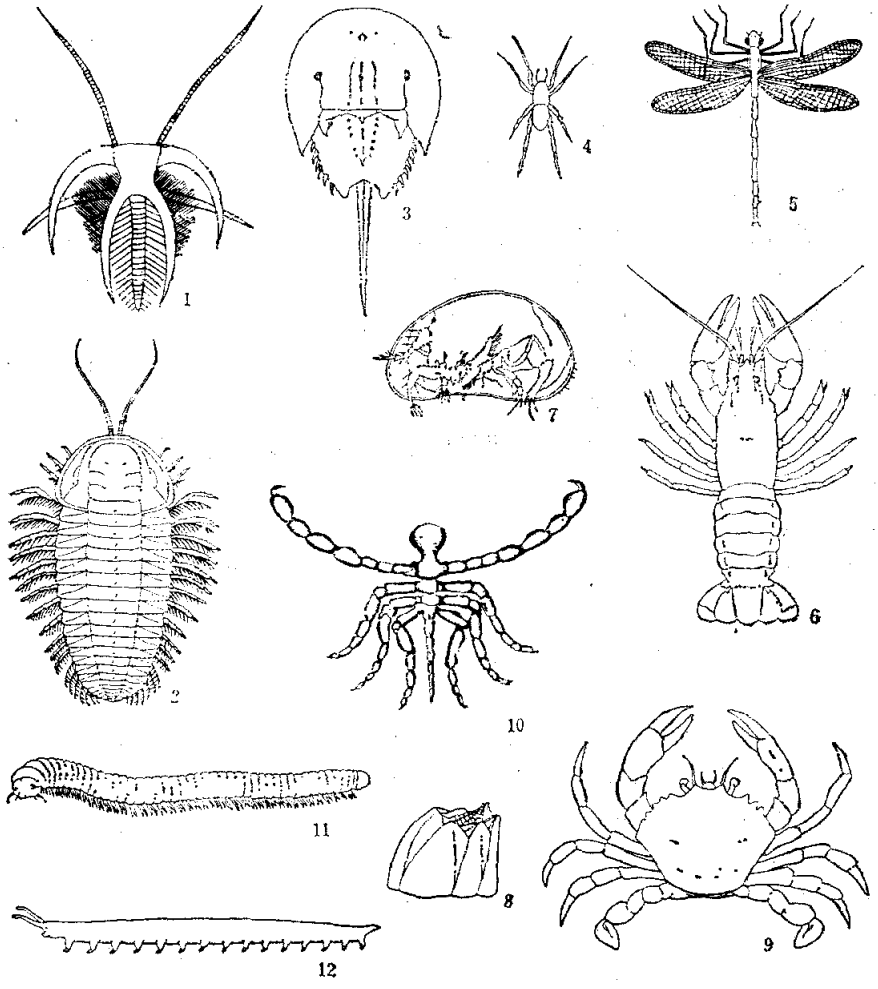


图 12—1 节肢动物七个超纲代表

三叶虫形超纲：1—*Marrella*，背视，×3；2—*Trianthus*，背视，×7；有鳌肢超纲：3—*Limulus*，背视，×0.2；4—*Spider*，背视，×1；六足超纲：5—*Dragonfly*，背视，×1；甲壳超纲：6—*Crayfish*，背视，×0.8；7—介形虫类 Ostracoda，剥去左瓣壳，示附肢结构，×17；8—藤壶(Barnacle)，壳侧视，×3；9—*Crab*，背视，×0.5；坚角蛛超纲：10—*Palaeoisopus*，背视，×0.2；多足超纲：11—*Julus*，侧视，×1；有爪超纲：12—*Onychophoran*，侧视，×1

（图1,10转引自门凤岐、赵祥麟主编：古生物学导论，1984；其余图引自 Richard S. Boardman 主编"Fossil Invertebrates"，1987）

（一）三叶虫硬体构造

1．背甲构造　背甲成分以碳酸钙和磷酸钙为主，质地较硬，背甲呈长卵形或圆形，通常3—10 cm，最小不及5 mm，最大可达70 cm。从结构上可分头甲、胸甲和尾甲。

（1）头甲　头甲多呈半椭圆形，中间有隆起的头鞍和颈环，其余称颊部。头鞍形状一般为锥形或切锥形或梨形，后端有颈沟与颈环分开（图12—2,1）。

头鞍常具几对横向或倾斜的浅沟称头鞍沟。它是头部分节的痕迹，鞍沟数不超过5对，有时在中间连接，头鞍被鞍沟分成若干鞍叶，最前面的部分称头鞍前叶。在某些类群中头鞍中后部的中央具一中瘤，颈环上中部可具颈瘤，有时向后延伸成颈刺（图12—2,1）。头鞍之前的颊部称为前边缘，常被前边缘沟分为外边缘与内边缘。头甲侧缘与后缘之间的夹角称为颊角，它可向后伸长成颊刺。

大部分三叶虫的头甲背面被一对面线（缝隙）所切穿，推测三叶虫蜕壳时，虫体沿裂开的面线蜕出。面线将颊部分为固定颊与活动颊，固定颊与头鞍紧密相连，常一起保存，称为头盖。活动颊系面线外部的颊面，常分散脱落，单独保存为化石。在面线中部，固定颊外缘有一对半圆形突起称为眼叶，对眼起支持作用，其形状、大小以及头鞍的相对位置，在分类上十分重要。眼叶前端可具一条凸起脊线称眼脊，与头鞍前侧角相连。面线中段从眼与眼叶之间穿过，位于眼叶前端的部分称为面线前支，后端的部分称为面线后支。

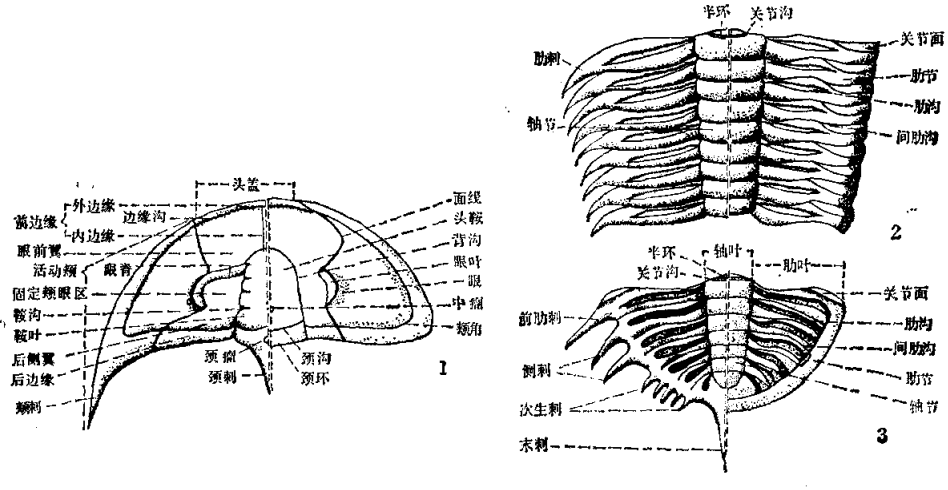


图 12—2　三叶虫背甲构造模式图

1—头甲；2—胸甲；3—尾甲（引自卢衍豪，1963，修改）

三叶虫的眼主要有复眼和聚合眼两类，前者（图12—3,2）为一个眼角膜覆盖所有的小眼体，为多数三叶虫所具有；后者即每个小眼体为眼角膜单独覆盖，并且小眼体之间为巩膜板所隔（图12—3,1）。

三叶虫的面线可根据其后支延伸方向分为三种类型（图12—4）：后颊类面线——后支交于后边缘；前颊类面线——后支交于侧缘；角颊类面线——后支切于颊角。另外，还有一种边缘面线——即面线处在头甲边缘，从背视看不到，因而称隐颊类，如隐头虫。

（2）胸甲　由若干形状相似，相互衔接并可活动的胸节组成，胸节数目最少2节，最多40节，每一胸节上都有一对背沟，分胸节为中央的轴节和两侧的肋节。轴节与轴节之间以半环和关节沟相互衔接，半环位于每一轴节的前部，只有当身体卷曲时才能外

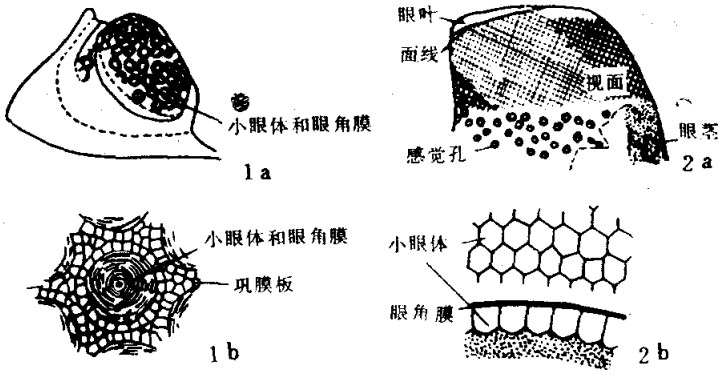


图 12—3　三叶虫眼的类型

（据 H. J. Harrington, 1959）

1—三叶虫的聚合眼，1a. *Phacops latifrons*的右眼侧视，×1.5，1b. "*Phacops*"?sp. 部分视觉面放大，×10；
2—三叶虫的复眼，a, *Asaphus cornutus*的复眼，×1.5，b. *Cyriometopus clavifrons* 的复眼横切面与纵切面，×35；

露。各肋节之间为间肋沟所分隔，每个肋节上之横沟称为肋沟。肋节末端钝圆，或延长成肋刺。有的在肋节末端的前方有一斜面，称关节面（图 12—2,2）。当虫体遇到敌害即可卷曲，后一肋节的关节面叠伏于前一肋节之下。

（3）尾甲　多呈半圆形，或近三角形，由若干体节愈合而成，少则 1 节，多达 30 节。尾部肋节有时部分愈合，因而其数目较轴节少。肋沟较间肋沟深而宽，有时两者均不发育。尾甲边缘的宽度因属而异，有时具有各种尾刺。根据刺和肋节的关系以及所处位置，又可分为前肋刺、侧刺、末刺等（图 12—2,3）。

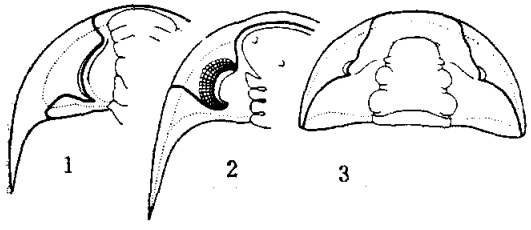


图 12—4　三叶虫面线类型

（引自 Moore, R. C. 主编"无脊椎古生物学丛书" Part O, 1959）

1，2，3 分别为后颊类、前颊类、角颊类面线

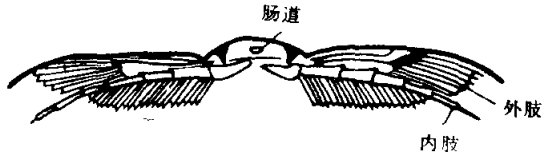


图 12—5　三叶虫胸节横切面及双支型附肢

（引用）

尾甲与头甲是三叶虫分类根据之一。据其大小比例，尾甲分为四种类型：1）尾甲极小的称小尾型；2）尾甲小于头甲的称异尾型；3）尾甲与头甲大致相等的称等尾型；4）尾甲大于头甲的称大尾型。

2．腹面构造：三叶虫腹面为几丁质薄膜（称腹膜）以及附肢所覆盖，头尾部还有背甲边缘向腹面延伸而形成的腹边缘，其宽度不等。胸部和腹部的附肢均为双支型（内肢外肢）（图 12—5），内肢作爬行和挖掘之用，外肢具鳃叶，司呼吸和游泳。口位于头部腹面中央，其上覆盖唇瓣（图 12—6）。其形状各异，可保存为化石。其后有较小的后唇瓣。

（二）三叶虫的个体发育

三叶虫的个体发育可分为三期：幼年期、分节期、成年期。幼年期虫体呈次圆形或次球形，头尾未明显分化；也无胸节，长为 0.24—1.3 mm，整个虫体不超过 5 节。从个体

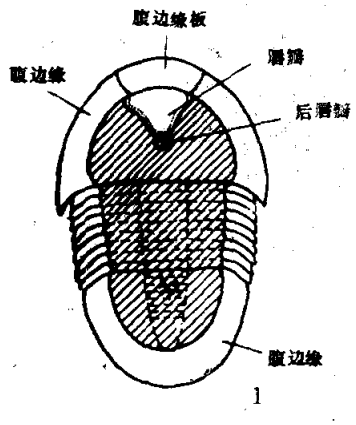


图 12—6 三叶虫腹面及唇瓣
（引自 Harrington, H. J., 1959）
图为 *Stygina latiformis* 的腹面及唇瓣，×1.5，斜线部分示外壳腹面

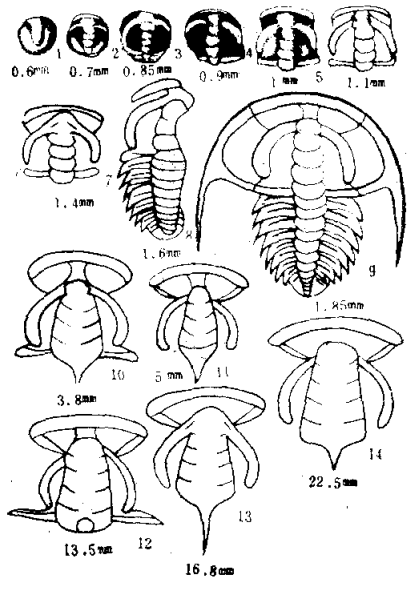


图 12—7 *Redlichia takooensis* 的个体发育
（引自张文堂等，1980）
1—为幼年期，体长 0.6 mm；2—11，分节期；12—14，成年期

发育得知胸节是由尾部逐渐分出。分节期表明头尾明显分离，同时胸节数不断增加达到比成虫少一节为止。成年期胸节数目不再增加，已具有该属的基本特征。现以 *Redlichia takooensis* 为例，说明各生长期特点，参见图 12—7。

（三）三叶虫的分类

关于三叶虫分类各家分歧甚大，主要是分类原则和侧重点不同。目前趋向于利用三叶虫形态、构造等综合特点进行分类，如头甲轴部构造，胸甲和尾甲体节特点，个体发育，系统演化，以及生态和地史分布等。哈林顿（H. J. Harrington, 1959）把三叶虫纲分为七个目，已得到广泛的承认，现分述如下：

1．球接子目（Agnostida） 小型三叶虫，一般长度在 6 mm 以下，因头尾等大，近似球形，俗称球接子。胸节一般只有两个。可分二亚目：球接子亚目—无眼及面线，胸节只有二节，肋刺尖端弯向前方；时代分布：早寒武世至晚奥陶世；代表属有 *Ptychagnostus*（褶纹球接子）（图 12—8,2），*Pseudagnostus*（假球接子）（图 12—8,3）等。古盘虫亚目—无面线或具前颊类面线，眼可有可无；胸节2—3节，尾轴长而显著，少数具刺；早至中寒武世；代表属有 *Hupeidiscus*（湖北盘虫）（图 12—8,4）。

2．莱德利基虫目（Redlichiida） 头大、尾小、胸节多，头鞍沟明显，眼叶新月形，后颊类面线，或融合不显。有的具眼前颜线（图 12—13,1,2），它是位于眼前翼之上的长而细的凸起线，自眼脊延至前边缘沟。早、中寒武世。代表属：*Redlichia*（莱德利基虫）（图 12—9,1）早寒武世，*Olenellus*（小油栉虫）。

3．耸棒头目（Corynexochida） 头鞍呈棒状，或长卵形，伸达边缘，眼叶窄长，常具眼脊，后颊类面线。肋刺发育，尾甲较大，常具边缘刺。寒武纪。代表属有：*Dorypyge*

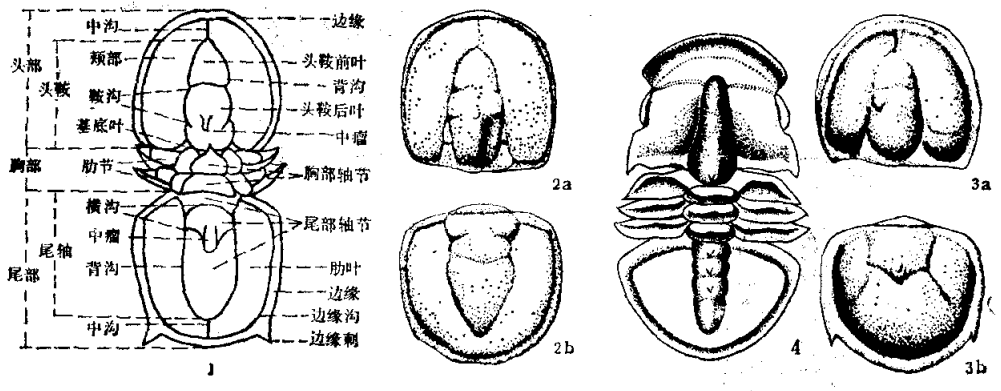


图 12—8　球接子亚目背甲基本构造及代表属

1—球接子三叶虫背甲构造模式图（据卢衍豪，1965）；2—*Ptychagnostus punctosus*(Angelin)，2a. 头甲，2b. 尾甲，均×5，ϵ_2；3—*Pseudagnostus cyclopyge*(Tullberg)，3a. 头甲，3b. 尾甲，均×6；ϵ_3；4—*Hupeidiscus orientalis* Chang，×10，ϵ_1

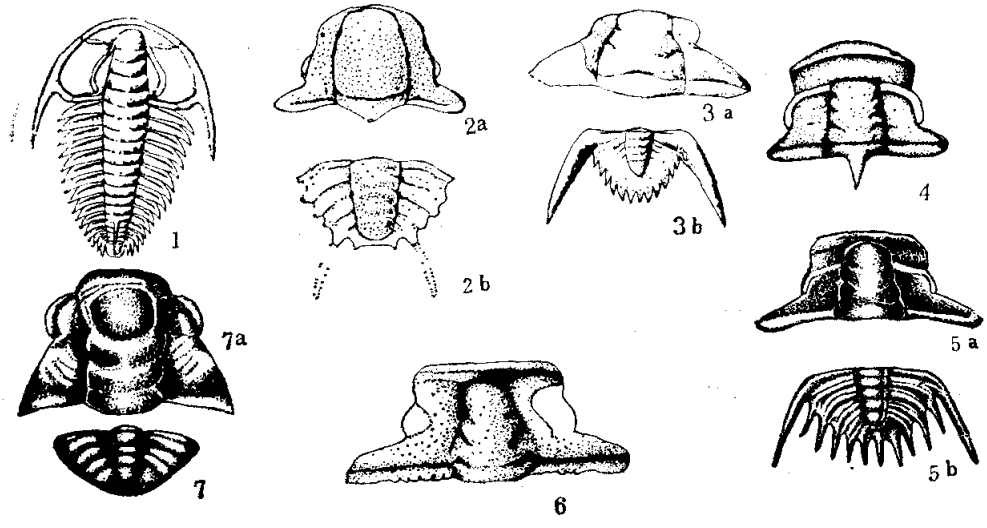


图 12—9　莱德利基虫目及耸棒头目及褶颊虫亚目代表属

1—*Redlichia chinensis* Walcott，背甲，×1，ϵ_1；2—*Dorypyge richthofeni* Dames，a. 头盖，b. 尾甲，×3.5，ϵ_2；3—*Drepanura premesnili*(Bergeron)，a. 头盖，b. 尾甲，×1，ϵ_3；4—*Shantungaspis aclis*(Walcott)，头盖，×1.6，ϵ_1；5—*Damesella paronai*(Airaghi)，a. 头盖，b. 尾甲，×0.7，ϵ_2；6—*Blackwelderia chinensis* (Bergeron)，头盖，×1，ϵ_3；7—Ptychaspis subglobosa Sun，a. 头盖，b. 尾甲，×2，ϵ_3

（叉尾虫）（图 12—9,2），*Amphoton*（双耳虫）等。

4. 褶颊虫目（Ptychopariida）　头鞍多向前收缩，内边缘常发育，多为后颊类，有两类为边缘式面线。本目是三叶虫纲最庞杂的一大类，分类意见不一，目前暂将其分为五个亚目。

（1）褶颊虫亚目（Ptychopariina）——是三叶虫纲中最大的一个亚目，包括 16 个超科，本亚目综合特征：头鞍向前收缩，进化种类可作长方形；鞍沟多平行；后颊类面线为主；内边缘发育；尾小。代表属有 *Damesella*（德氏虫）（图 12—9,5），*Blackwelderia*（蝴蝶虫）（图 12—9,6），*Drepanura*（蝙蝠虫）（图 12—9,3），*Ptychaspis*（褶盾虫）

（图 12—9,7），*Shantungaspis*（山东壳虫）（图 12—9,4）等。

（2）栉虫亚目（Asaphina）——两条面线前支在头鞍前面或前下方相遇，腹边缘宽，头鞍往往向前扩大，光滑或具微弱鞍沟，或具中瘤。眼脊微弱或缺失。头尾一般等大。中寒武世—奥陶纪。本亚目在奥陶纪繁盛，个体一般较大，有的尾部光滑，有时具一对侧刺，重要代表有*Eoisotelus*（古等称虫），*Asaphopsis*（似栉虫）（图 12—10,4）。

（3）斜视虫亚目（Illaenina）——一些特征与栉虫亚目相似，区别点是头鞍无中瘤，无眼脊，腹边缘板大，肋节多无肋沟。奥陶纪—志留纪。重要代表有：*Illaenus*（斜视虫），*Latiproetus*（宽边蚜头虫）（图 12—10,5），*Pseudophillipsia*（假菲利普虫）（图 12—10,6）。

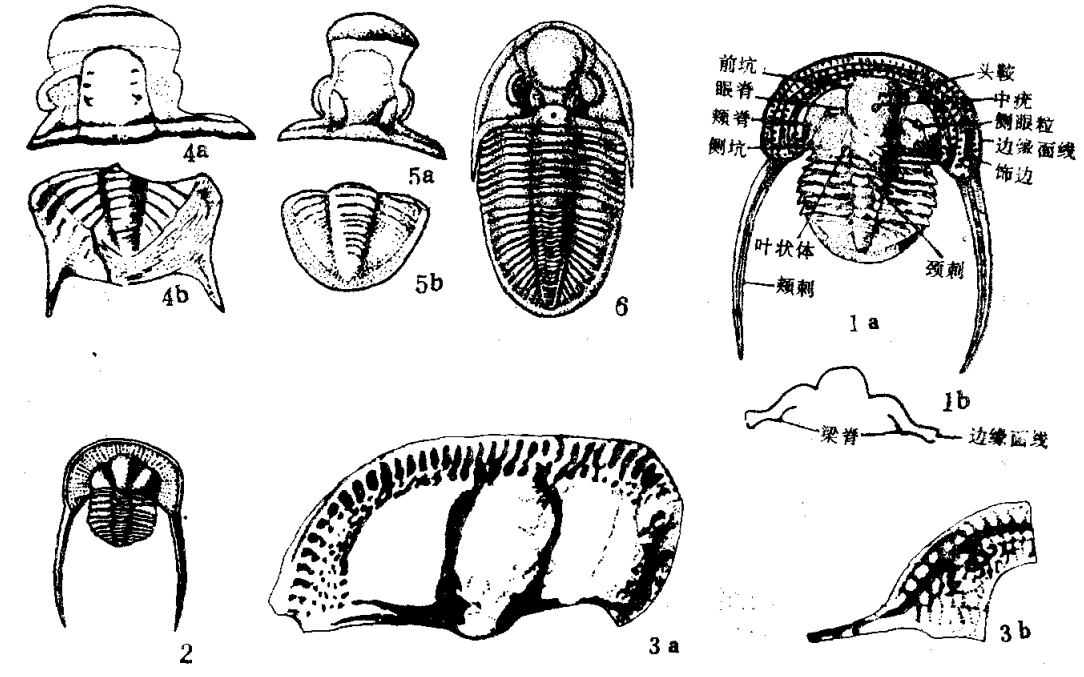


图 12—10　三瘤虫亚目、栉虫亚目、斜视虫亚目化石代表

1—三瘤虫类背甲基本构造；2—*Trinucleus goldfussi* Barrande，×0.8，S_1；3—*Nankinolithus nankinensis* Lu，a. 头甲，×1.5，b. 饰边下叶板及颊刺，×1.5，O_3；4—*Asaphopsis granulatus* Hsü，头盖和尾甲，×1，O_1；5—*Latiproetus latilimbatus*（Grabau），头盖和尾甲，均×4，S_1；6—*Pseudophillipsia sunzarensis*（Roemer），背甲，×1，P_1

（4）镰虫亚目（Harpina）——头部形状特殊，颊部具引长板，头鞍凸，两侧具叶状体，眼叶或眼粒位于颊面中部，眼脊发育，颊部及饰边内缘常具放**射状脊**线，尾小，胸节多。以 *Scotoharpes*（苏格兰镰虫）为代表（图 12—11,3）。镰虫类**头甲**基本构造见图 12—11,1,2。

（5）三瘤虫亚目（Trinucleina）——头鞍近方形呈棒状，两颊部与头鞍往往共同凸起形成三瘤，因而得名。有眼脊和眼粒，具宽阔而有陷孔的双层饰边，颊刺长，尾近半圆形。奥陶纪—中志留世。三瘤虫类的背甲各部构造，参见图 12—10。代表属有 *Trinucleus*（三瘤虫）（图 12—10,2），*Nankinolithus*（南京三瘤虫）（图 12—10,3）等。

5. 镜眼虫目（Phacopida）　主要为前颊类或角颊类面线三叶虫，头鞍多向前扩大，

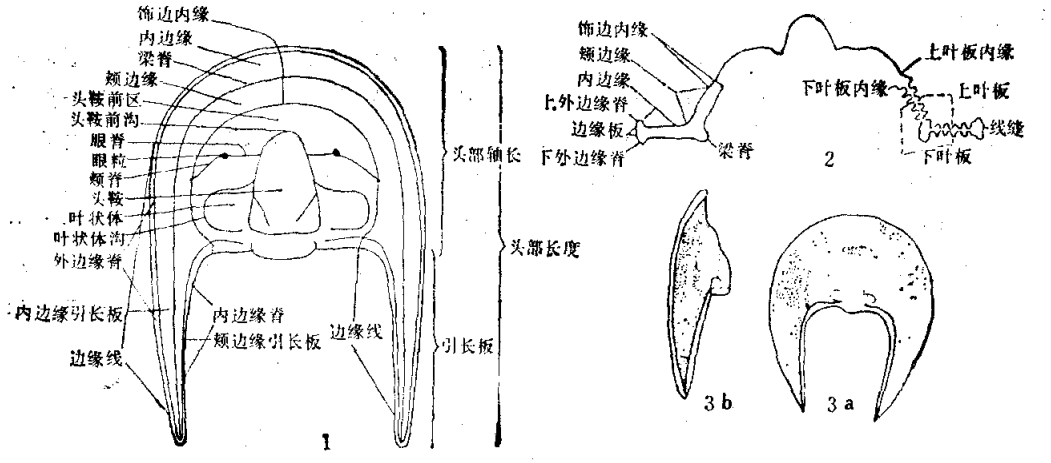


图 12—11 镰虫科三叶虫头甲的各种构造

（据卢衍豪等，1963）

1—表示头部饰边的上叶板已移去，2—为通过头甲的横切面，其右侧示饰边上的小陷孔，3—*Scotoharpes wills*(Whittinton)3a. 背视，3b. 侧视，均×0.9，S

有的向前收缩，内边缘窄或缺失，胸节12节以上，尾一般较大。时代分布从早奥陶世到中泥盆世。本目可分三亚目：（1）手尾虫亚目——面线多为前颊类或角颊类，头鞍向前扩大，鞍沟显著并可横越头鞍；尾中等至大型，其中彗星虫类尾轴分节多于尾肋，代表属有 *Encrinuroides*（似彗星虫）（图 12—12,2），*Coronocephalus*（王冠虫）（图 12—12,1）等；（2）隐头虫亚目——头鞍向前变窄，鞍沟深而显著，面线角颊类，尾半圆形，代表属：*Calymenesun*（隐头形虫）（图 12—12,3）；（3）镜眼虫亚目——头部具聚合眼，前颊类

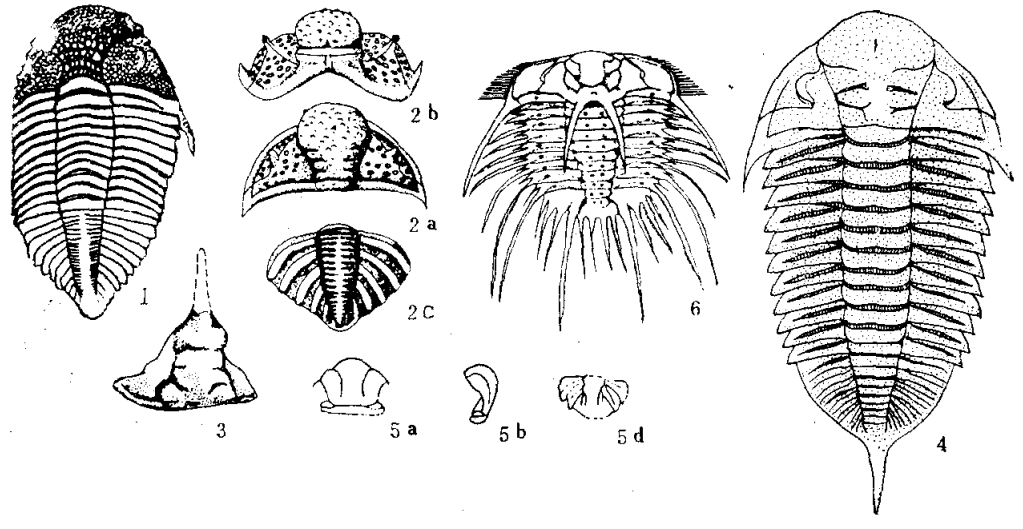


图 12—12 镜眼虫目、齿肋虫目、裂肋虫目代表属

1—*Coronocephalus rex* Grabau，背甲，×1，S_1—S_2；2—*Encrinuroides sexcostatus*(Salte .头甲，b. 头甲前视，c. 尾甲，均×1，O_3；3—*Calymenesun tingi*(Sun)，头盖，×1，O_2；4—*Dalmanitina socialis*(Barrande)，背甲，×1，O_3；5—*Metopolichas hübneri*(Eichwald)，a、b. 头盖，背视和侧视，c. 尾甲，均×1，O_3；6—*Odontopleura ovala* Emmrich，背甲，×1，S_2

面线，胸节 11 节，肋部有肋沟，关节面清楚，尾部中等大或具尾刺，代表属有 *Phacops*（镜眼虫），*Dalmanitina*（小达尔曼虫）（图 12—12,4）等。

6．裂肋虫目（Lichida） 头鞍宽，伸至前边缘，头鞍沟向后纵向延伸，后颊类面线。尾大，肋部具三对叶状肋节。时代分布从早奥陶世到中泥盆世。代表属：*Metopolichas*（眉形裂肋虫）（图 12—12,5）。

7．齿肋虫目（Odontopleurida）头鞍两侧平行或向前收缩，鞍沟 2—3 对，颈环具粗强颈刺或瘤，眼叶显著，眼脊前伸，面线为后颊类。活动颊的外缘和胸甲的肋节以及尾缘均具长短不一的刺，为漂浮生活类型。时代分布，中寒武世至中泥盆世。代表属：*Odontopleura*（齿肋虫）（图12—12,6）。

（四）三叶虫的生态

底栖三叶虫身体扁平，外肢上鳃叶不甚发育，能游泳的三叶虫外肢鳃叶发育，如奥陶纪的*Cyclopyge*, *Symphysops*（图12—13,4,5）。有的三叶虫可钻入泥砂生活，如三瘤虫类。其头部结构坚强，前缘形似扁铲，便于挖掘（图 12—12,2）。有的头甲愈合，肋刺发育，尾小，具尖末刺，用以在泥砂中推进，如 *Olenellus*（图 12—13,1）。另外，适于在松软或淤泥海底爬行生活的如 *Ceratares*（图 12—13,3）。其肋刺和尾刺均很发育，使身体不易陷入泥中，并具柄状眼。还有身体布满长刺的三叶虫如 *Acidaspis*（图12—13,6）是营漂浮生活的。

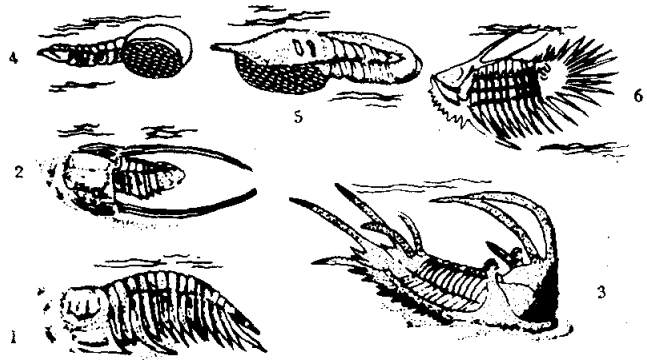


图 12—13 三叶虫的几种生活方式

（引自杨遵仪等，1957）

1—*Olenellus* 用刺状尾支持身体在海底泥砂上前进；2—*Trinucleus* 的挖泥生活方式；3—*Ceratarges* 在泥砂底上爬行；4—*Cyclopyge*；5—*Symphysops* 在远洋中游泳；6—*Acidaspis*，漂浮生活方式

（五）三叶虫的演化

寒武纪早期三叶虫已产生突发演变，在 7 个目中就有 4 个目被发现，但它们之间的关系，至今不很清楚。根据专家们的研究结果，三叶虫七个目之间的关系大致如表 12—1 所示，褶颊虫目起源于莱德利基虫亚目，耸棒头目可能起源于褶颊虫亚目，如 R. A. Robison（1957）所主张。至于寒武纪以后出现的镜眼虫目，裂肋虫目和齿肋虫目，可能来自褶颊虫目中与之近似的类群。P. A. Jell,(1975)认为寒武纪许多非球接子类的分节早期具有球接子目古盘虫类成虫特征，如个体小，2—3 个胸节，头尾等大，具前颊类面线等，说明前者来自后者。

总的说来，三叶虫演化线索不及鲢类、菊石、笔石那样明显，但某些支系或科属的演化关系还是比较清楚的，如我国滇东早寒武世莱德利基虫科某些属（图 12—14）。据个体

发育，各种头盖构造变化，以及地层中出现早晚，可以识别出从 *Wutingaspis*（武定虫）→ *Eoredlichia*（古莱德利基虫）→Redlichia（莱德利基虫）的演化过程。其演化特征是：（1）头鞍亚锥形到锥形；（2）眼叶短，后端远离头鞍，到眼叶长，后端靠近头鞍；（3）眼脊从发育到微弱；（4）面线前支与轴线交角由小到大。

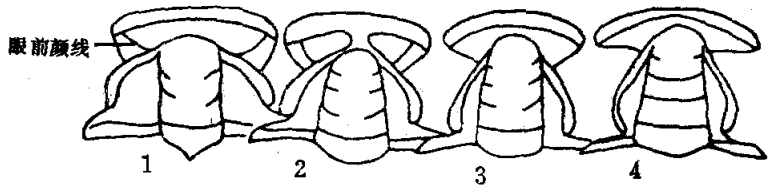


图 12—14　莱德利基虫科 *Wutingaspis*→*Eoredlichia*→*Redlichia* 演化系列（据头部）

1—*Wutingaspis tingi* Kobayashi，×2，$\in\frac{1}{1}$；2—*Eoredlichia intermedia*(Lu)×2，$\in\frac{1}{1}$；3—*Redlichia* (*Redlichia*) *noetlingi* (Redlich)，×1.5，$\in\frac{2}{1}$；4—*R.* (*Pteroredlichia*) *chinensis* Walcott，×0.8，$\in\frac{3}{1}$，均为头盖（引用）

表 12—1　三叶虫主要类别演化关系

（据武汉地院古生物教研室编著，古生物学教程，1980）

Pre €	€1	€2	€3	O	S	D	C	P
		小油桔虫亚目	莱德利基虫亚目	球接子目			裂肋虫目	
				褶颊虫目			镜眼虫目	
		贪棒头虫目					齿肋虫目	

三、肢口纲（Merostomata）与蛛形纲（Arachnida）

（一）肢口纲一般特征及代表属例

本纲均为海生，身体由头胸部和腹部组成，具坚固的几丁质背甲，腹面具六对附肢，末端体节伸出剑尾。由于头胸部的五对附肢基部包围面部并形成咀嚼面，故命名肢口纲。

本纲始于寒武纪，志留纪、泥盆纪时趋于繁盛，中生代开始衰亡，至今仅存留 *Limulus*（鲎）（图12—1,3）成为活化石。

板足鲎类（Eurypterid）是该纲重要化石类群，生存于奥陶纪至二叠纪，以志留纪最盛。它们最初生活在正常浅海中，后来有的移居到半咸水或淡水中。化石代表板足鲎属（*Eurypterus*）（图 12—15,1）。

（二）蛛形纲一般特征及化石属例

本纲种类繁多，结构较复杂，现代的蜘蛛、蝎子均属本纲。但本纲化石不多，地层意

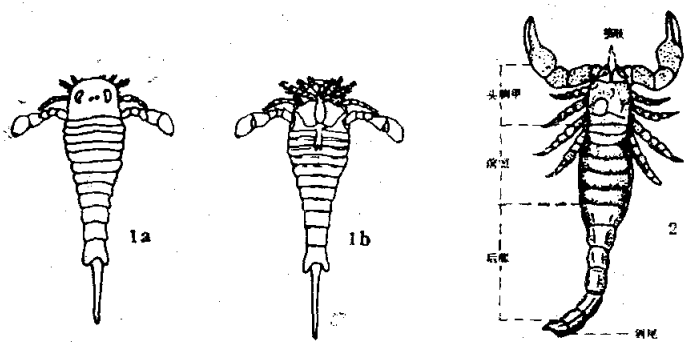


图 12—15　有螯肢超纲化石代表

1—*Eurypterus remipes*，1a．背视，1b．腹视，×0.2 S_2，欧洲；2—*Palaeophonus caledonicus*，背视，×1.5。英国苏格兰，志留系

义不大。化石代表 *Palaeophonus*（古蝎）（图12—15，2）生存于志留纪。

四、鳃足纲——介甲目(Conchostraca)

（一）概述

鳃足纲由于具呼吸功能的鳃附着在附肢上而得名。现代鳃足纲的介甲目在地史时期保存下来的遗体或遗迹，一般称作叶肢介类（Esthenans）化石。叶肢介体外披以两片形似双壳类的壳瓣，但结构成分不同，叶肢介壳为几丁质。壳内有显示节肢动物的特征（图12—16）。

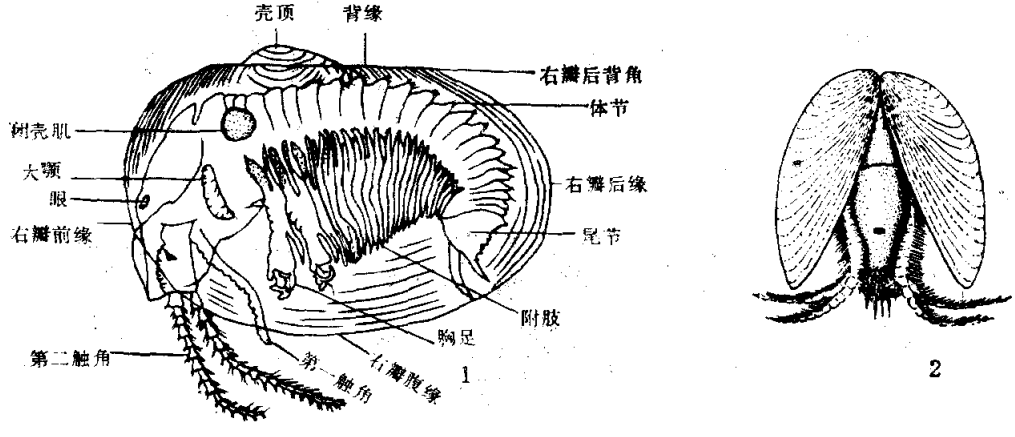


图 12—16　叶肢介形态及个体构造简图

1—雄性个体各部构造名称（据沈嘉瑞等，1962，稍简化）；2—叶肢介 *Eocyzicus mongolicatus*，放大，示壳瓣与软体关系（据Veno，1927）

（二）叶肢介壳瓣特征及壳形、壳饰

叶肢介壳分左右两瓣，被一条窄韧带（位于背侧）固定在躯体上，还有一对闭壳肌与壳的两瓣相连。左右瓣的确定与双壳类相似，两壳铰合处为背侧，开合处为腹方，壳顶一

般指向前，位于壳顶左侧的为左瓣，位于右侧的称右瓣，壳体各部名称及度量见图12—17。

壳有椭圆形，圆形，近方形，三角形等等。小者长 1—3 mm，大者 20—30 mm，最大可达 42mm。值得注意的叶肢介蜕皮时壳瓣不全部脱落，只脱下内面的膜质层及软体外面的外皮。壳瓣几丁质层虽不脱落，但每次脱皮都要增加一条生长线。相邻两条生长线之间的壳面称“生长带”。生长带上有各种花纹或称纹饰，类型很多，有小网状、大网状、纤维状、树枝状、线脊状、凹坑状、网格状等等。表面装饰是叶肢介分类的重要依据之一。

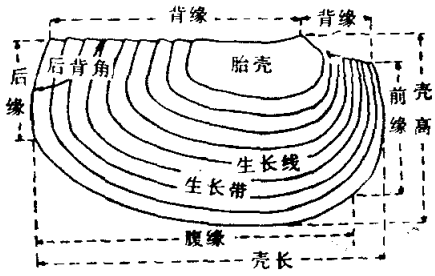


图 12—17 叶肢介壳瓣各部构造及度量（非 Leaid 类）
（引自Novojilov, 1960）

（三）叶肢介分类及各亚目属例

张文堂等（1976）提出叶肢介可分三个亚目：即带放射脊的 Leaiina（李氏叶肢介亚目），不带放射脊的 Estheritina（瘤模叶肢介亚目）和没有生长线的 Laevicaudata(光尾叶肢介亚目)。各亚目简介如下：

1．光尾叶肢介亚目　壳瓣光滑，或仅有一条生长线，白垩纪至现代。我国尚未发现本亚目化石。

2．瘤模叶肢介亚目　壳瓣有生长线，但无放射脊。泥盆纪至现代。本亚目包括科属最多。常见化石有：*Euestheria*（真叶肢介）（图12—18,3）；*Orthestheria*（直线叶肢介）（图 12—18,4），*Yanjiestheria*（延吉叶肢介）（图 12—18,2）。

3．李氏叶肢介亚目　壳瓣上有不同数目的放射脊。泥盆纪至三叠纪。化石代表：*Hemicycloleaia*（半圆李氏叶肢介）（图 12—18,1）。

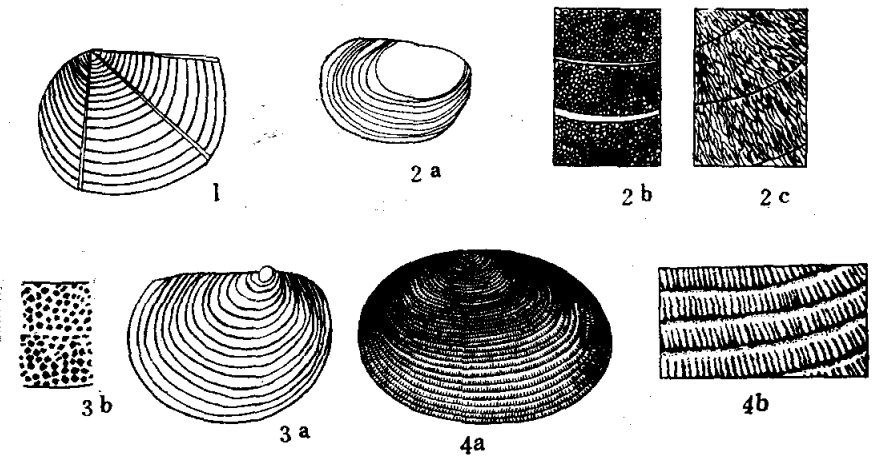


图 12—18 叶肢介目化石属种代表

1—*Hemicycloleaia hunanensis* Zhang, 左瓣，×6.6；D_2；2—*Yanjiestheria bellula* Chen, a. 右瓣×2.7，2b. 前腹部生长带上装饰，2c. 后腹部生长带上装饰，均×27,K_1；3—*Euestheria minuta*(Sieten)，a. 右瓣，×5.3,b. 生长带装饰，×27,T_3；4—*Orthestheria pecten* Chen, a. 右瓣外模，×2,b. 生长带装饰，×27,K_1

（四）叶肢介生态及地史分布

晚古生代和三叠纪的叶肢介化石常与海相介形虫、腕足类、菊石等埋藏在一起，推知应生活于正常浅海。但侏罗纪以后的叶肢介化石多产于陆相地层，故其主要生活于淡水环

境，也有少数在咸水或半咸水环境中生活，如 *Paraleptestheria*（近窄叶肢介）就出现在云南等地老第三纪的含盐层中。

叶肢介化石最早见于下泥盆统，其后晚古生代、至老第三纪地层中均有发现。在我国，侏罗纪和白垩纪的叶肢介化石分布更为广泛，除台湾省尚未报道外，其余各地均有发现，而且种类繁多，数量很丰富，具有一定的地层意义。

五、介形虫纲(Ostracoda)

（一）一般特征

介形虫个体微小，壳形多样，壳长一般在 0.4—2 mm 之间，最大可达 5—7 cm，如产于我国广西泥盆系的 *Paramoelleritia*（似默勒介）。介形虫的躯体被包在两个壳瓣之间，它与叶肢介也有些相似，主要区别是两壳瓣可不相等，壳质分两层，外层为钙质层，内层为几丁质，但在边缘可钙化。介形虫身体分节不明显，但有分节附肢，头部有 4 对附肢，包括两对触角。胸部三对胸肢，作为爬行或清洁之用，躯干部末端有一对尾叉(图 12—19)。

介形虫浅水种类不少，具眼，有的因眼大而突出，在壳瓣前半背部也有表现，称为眼结节（眼点）(图 12—24,10)。介形虫生活领域广泛，大多数为海生。

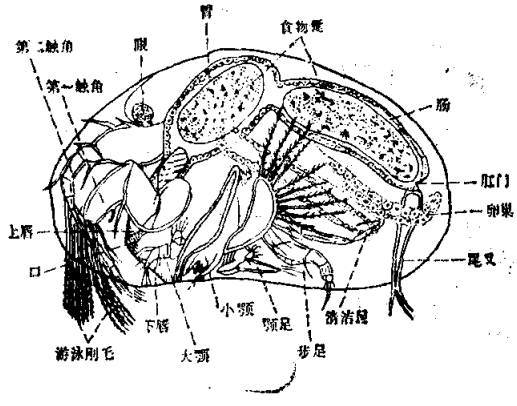


图 12—19 *Cypris*（金星介）的内部解剖图
（据 Vavra, 1892）

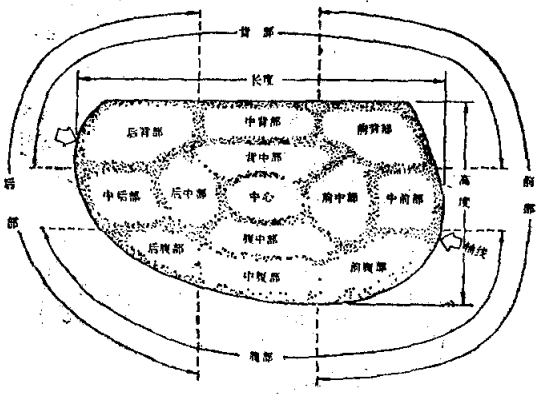


图 12—20 介形虫壳定向术语
（右瓣，外侧视）
（据 Kesling, 1951,修改）

（二）壳形壳饰及内外部构造

介形虫壳体形状多种多样，侧视一般为卵形、肾形，或椭圆形等。但不同的属种、性别、年龄和生活环境，壳形有所不同。壳表光滑或有各种壳饰（图 12—22）。壳饰在分类鉴定上均有重要意义，但需要注意介形虫具有双形现象，同种的雌雄个体，形态特征不同。例如 *Beyrichia*（瘤石介）的雌性个体，其前腹部强烈外凸呈椭圆形，是其卵囊所在处。

壳内侧具鉴定意义的有铰合构造、肌肉印痕及边缘构造。铰合构造位于背部边缘，由突起的齿脊及凹入的齿槽等铰合成分组成，类型有多种，古生代及中、新生代陆相介形虫的铰合构造一般比较简单，中新生代海相介形虫的铰合构造大多数较复杂。肌痕是介形虫

肌肉组织（如闭壳肌、大颚肌等）在壳内附着处保留下来的痕迹（图 12—23），各类排列不一，尤其中、新生代的介形虫化石，壳内肌痕比较清楚。介形虫壳的各部名称见图 12—21

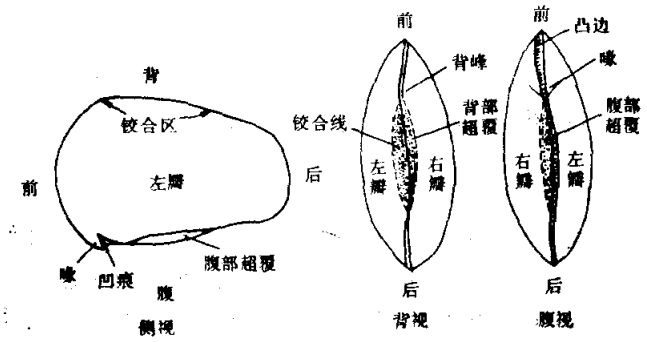


图 12—21 介形虫壳的各部名称
（据侯祐堂等，1963，修改）

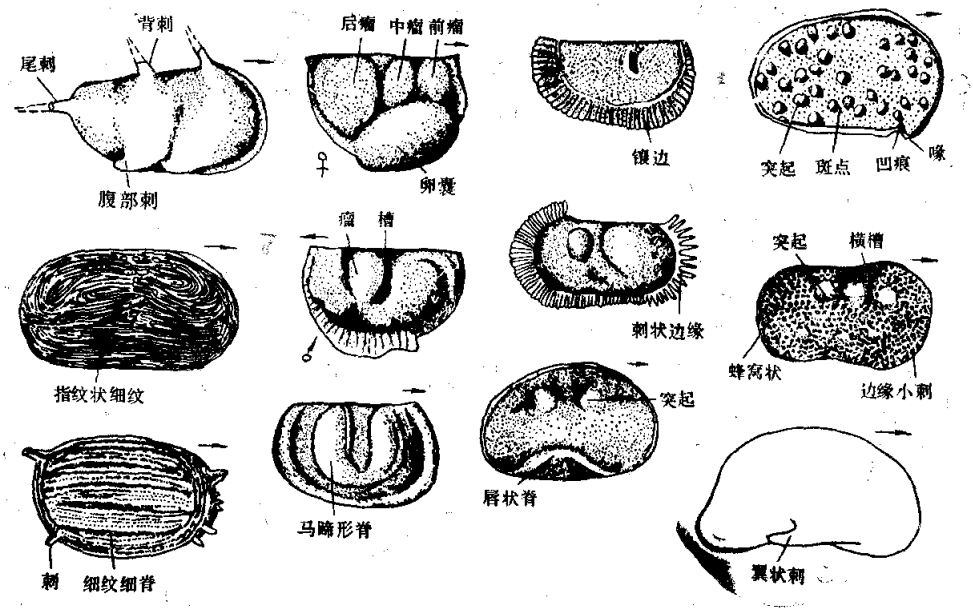


图 12—22 介形虫壳饰
（综合引用）

（三）介形虫化石壳的定向

据介形虫研究者提出的一般壳的定向可概括如下：闭壳肌痕位于壳中央或偏前方，大颚肌痕位于闭壳肌痕的前方；眼点位于前背部；卵囊位于前腹部；喙及凹痕位于前腹部或前端；背槽位于靠背侧的中部或中前部，槽的末端向后弯；毛细管带和内缘板，多数前端较后端发育；壳面如具一大刺或翼形刺，其末端指向后方，锯齿状端缘刺，前端常较后端发育；多数壳的前端高，中部或偏后方厚度大；铰合构造位于背部边缘处，背缘直或外拱，腹缘多数不同程度的内凹。上述特征，只适用于多数情况，因此，对介形虫壳的定向应对各种特征进行综合分析判断。介形虫壳定向术语及各部名称见图 12—20。

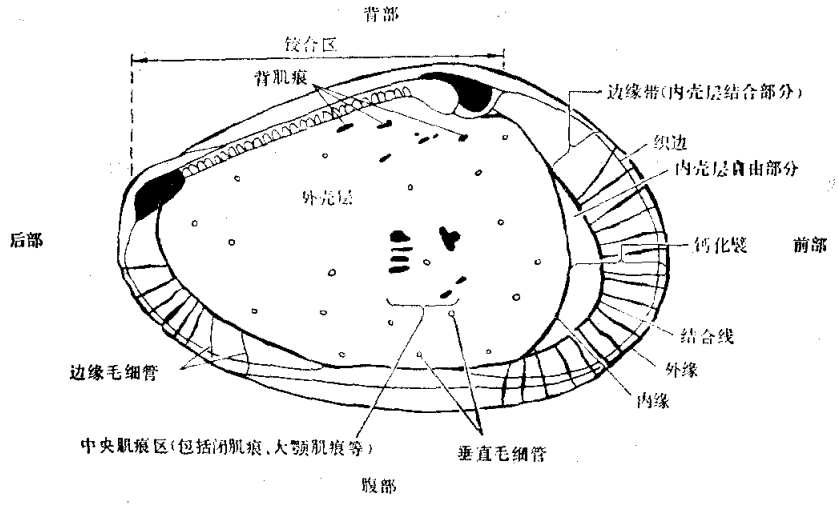


图 12—23 Podocopid 壳的内部构造特征（左瓣）
（据Van Morkhoven, 1962，修改）

（四）介形虫的分类、各目特征及化石代表

介形虫分类主要依据壳质、壳形、壳饰及内外部构造特征，包括肌痕位置及排列方式，边缘毛细管的构造、形态、粗细等，以及两瓣超覆特点，位置及程度，铰合构造类型等。R. H. Scott 和 P. S. Sylvester-Bradley 等（1961）提出介形虫的分类，将它们列为一个亚纲，下分为五个目和七个亚目。即始足介目(Archaeocopida)、豆石介目（Leperditicopida)、古足介目（Palaeocopida)、速足介目(Podocopida)、丽足目(Myodocopida)，其中始足介目是最原始的一类，其分类位置目前意见不一。本书仍采用通行分类，将介形虫列为一个纲，纲以下采用 Scott 等的分目，但其中的始足介目按优先律应改为高肌介目（Bradoricopida)。

1．高肌介目 属于古老介形虫，可分两类：一类壳较小，壳质含磷酸钙较多，壳的自由边缘可严密结合；另一类壳较大，壳质富含几丁质、壳后端常有壳隙存在，可供腹部伸出。时限是寒武纪至早奥陶世。化石代表：*Pseudokunmingella*（假昆明介）(图12—24,1)，早寒武世；*Alata*（前尖古介）（图12—24,2)，早中寒武世。

2．豆石介目 壳体大，最长可达 7—8 cm，壳厚，钙化强，两瓣壳不等大。背缘直而长，前背部常具眼点，壳面光滑具瘤，壳内闭肌痕大，海生。时代分布，奥陶纪至泥盆纪。代表属有 *Leperditia*（豆石介）（图 12—24,10)。

3．古足介目 是古生代重要类群，表面多具瘤、槽及其它壳饰。瘤石类壳的两性现象显著，雌性壳多在前腹部具卵囊，背缘直而长。海生。奥陶纪至二叠纪。化石代表：*Beyrichia*（瘤石介）（图 12—24,11)，*Primitia*(原始介）（图 12—24,6)。奥陶纪至二叠纪。

4．速足介目 壳背缘直或弯，长短不一，壳形多样。壳体前方无凹痕。铰合构造简单或复杂（具齿、臼、脊、槽等)。肌肉印痕多种类型。速足介目在海水、淡水或半咸水均有分布，奥陶纪至现代。代表属有 *Bairdia*（土菱介）（图 12—24,3)，*Cyprinotus*（美星介）（图 12—24,9)，*Cypridea*（女星介）（图 12—24,4)，*Darwinula*（达尔文介）（图

12—24,5）等。

5．丽足介目　包括漂游介形虫的绝大多数，壳质细弱，两瓣相等或近等，背缘，腹缘一般外凸，肌痕形状、排列多变。海生。时代分布：奥陶纪至现代。本目代表属有 *Cypridina*（凹星介）（图 12—24,7）等。

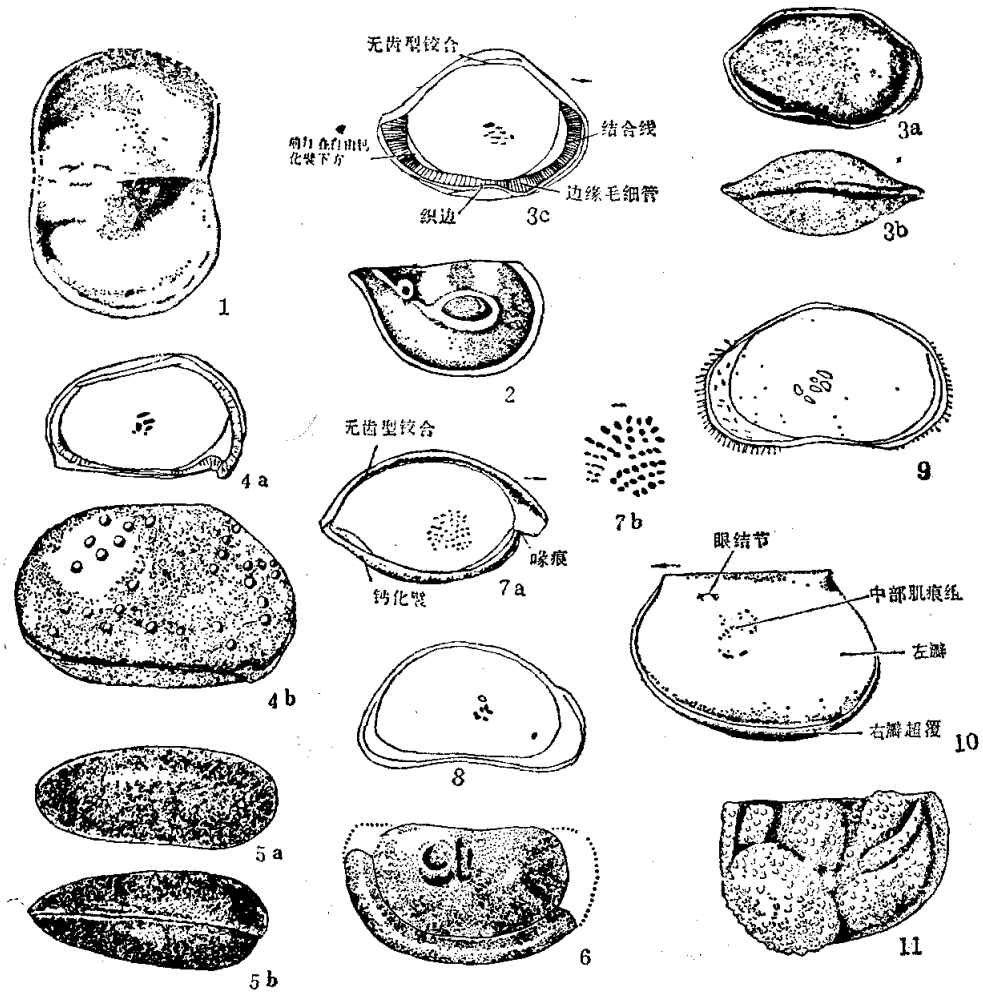


图 12—24　介形虫纲 5 个目化石代表

1—*Pseudokunmingella maxima* (Hou)，双瓣外视，×4.5，$\in_1$；2—*Aluta woodi* Walcott，左瓣，×10，$\in_2$；3—*Bairdia plicatula* Polenova，3 a. 右视，3 b. 背视，×20，D_2，3 c. *Bairdia* sp.，左瓣内视，约×30，Rec.；4 a—*Cypridea propunctata* Sylvester-Bradley，左瓣内视，×45，J_3；4 b—*C. granulosa* (Sewerby)，右视，放大，J_3；5—*Darwinula stevensoni* (Brady et Robertson)，a. 左视，b. 背视，×5，Rec.；6—*Primitia strangulata* (Saltea)，左视，×5，O_2；7—*Cypridina* sp.，a. 左瓣外视，×33，b. 肌痕，×73；8—*Candona candida* (Muller)，左瓣内视，×40，Rec.；9—*Cyprinotus cingalensis* Brady，左瓣外侧透视图，放大，Rec.；10—*Leperditia tabulites* Conrad，左瓣外视，×10，O；11—*Beyrichia kloedeni* McCoy，左视，×15，S

六、昆虫纲(Insecta)

昆虫纲是动物界最大的一个纲，由于它们具有广泛的辐射适应和高度的繁殖能力，可以生活在不同的气候带和各种陆地环境，但由于昆虫缺乏坚固硬体，保存为化石者数量不

多。昆虫纲化石最早出现于下泥盆统，晚古生代及中、新生代地层中，仅个别层段发现较多的昆虫化石。研究该类化石对于煤系地层或中、新生代陆相盆地地层划分对比能起到一定作用，并对恢复当时古地理、古气候能提供某些依据。

（一）昆虫纲的躯体形态及外部构造

昆虫纲的躯体可分头、胸、腹三部分（图 12—25,1）。头部由六节愈合而成，前端具一对复眼和1—3个单眼，并有 4 对附肢，其中第一对为触角，另三对构成口器的上颚、下颚和下唇。胸部由三节组成，每个胸节各有一对足，故又称六足纲。有翅的昆虫，在中、后胸节上各生一对翅，分别称为前翅和后翅。

昆虫翅膀有较强的抵强腐蚀能力，常可保存为完美的化石。翅的有无和翅脉特点是昆虫分类的重要根据。

翅脉是昆虫分枝状气管呼吸系统的残留物，生活时内有管状空隙和血液循环，以支持翅膀的功能。翅脉有纵脉和横脉之分，两者交错构成一定系统，称为脉序。脉序在分类上甚为重要。主要纵脉有 6 条。各脉序名称见图 12—25,2。

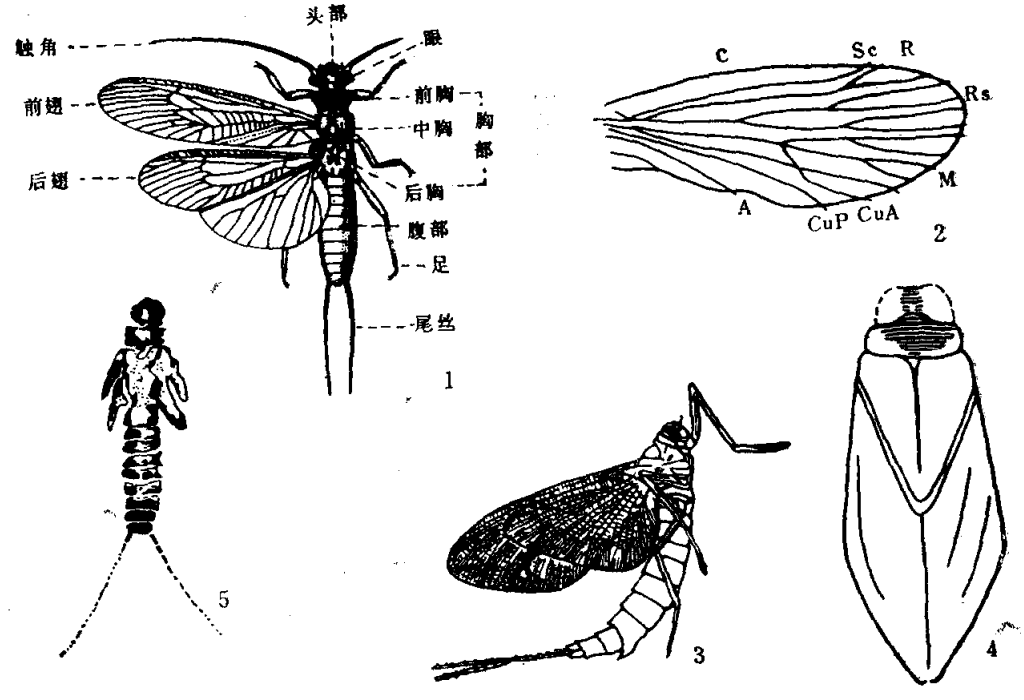


图 12—25　昆虫纲的外部构造、昆虫翅脉脉序名称及化石代表

1—*Perla* sp.，示身体各部构造；2—昆虫翅脉脉序名称；C—前缘脉，Sc—亚前缘脉，R—径脉，Rs—径分脉，M—中脉，CuA—前肘脉，A—臀脉，Cup—后肘脉。3—*Ephemeropsis trisetalis* Eichwald，全貌，侧视，×1，J_3；4—*Lufengnecta corrugis* Liu，背视，×3.5；T_3；5—*Triassoperla yongrenensis* Lin，背视，×2.5；T_3

（二）昆虫纲翼翅的演化及昆虫分类

最原始的昆虫是无翅的，属于无翅亚纲。由于生态适应广泛，从地面栖息发展到空中飞行，翼翅因之产生，同时向两个方向发展：1）翅只能上下拍动，不能褶叠，这类昆虫称古翅类，它们繁盛于石炭纪、二叠纪；2）翅不但能上下和前后运动，而且可褶叠贴于

腹部，这类昆虫称为新翅类，繁盛于中生代。

1．无翅亚纲（Apterygota） 原始的种类，无翅，个体发育不变态，即从卵变为幼虫后直接再变为成虫，幼虫与成虫只有大小差别，成年继续蜕皮。泥盆纪至现代。

2．有翅亚纲（Poterygota） 成虫多具成对的翅，从卵到成虫，变态完全或不完全。石炭纪至现代。据翅的特点分为古翅次亚纲（Palaeoptera），即前述的古翅类，其重要代表有 *Ephemeropsis*（拟蜉蝣）（晚侏罗世至早白垩世）（图 12—25,3）、*Sinaeschnidia*（中国蜓属）（早白垩世）。新翅亚纲（Neoptera），即新翅类。重要化石代表有：*Triassoperla*（三叠石蝇属）（晚三叠世）（图 12—25,5），*Lufengnecta*（禄丰划蝽属）（晚三叠世）（图 12—25,4）。

第十三章　苔藓动物门(Bryozoa)

一、概　　述

苔藓动物是一种水生群体动物，个体微小（直径一般不超过 1 mm），一般需要借助显微镜在薄片下观察研究。因此，苔藓虫化石属于微体化石研究范围。R. S. Bassler（1953）划分本门为内肛动物亚门（Entoprocta）和外肛动物亚门（Ectoprocta）。前一亚门的口和肛门均在触手环内，具假体腔，虫体因无钙质体壁，一些学者主张此亚门应归入蠕虫动物超门具假体腔一类，本书暂依此说。外肛动物亚门肛门在个体苔藓虫触手环之外，个体具真体腔，体壁钙质或几丁质，能保存为化石。自奥陶纪至现代。许多学者如 P. Tasch（1973）所称的苔藓动物，实际仅包括外肛动物亚门。苔藓动物因与某些苔藓植物如青苔（moss）相似而得名。

苔藓虫个体呈管状或囊状，前端有圆形或马蹄形的触手环，上具有纤毛的触手。触手环中部是口。口通往U形消化管及胃。肠的末端在触手环外附近开口即为肛门。体壁与消化道之间为体腔，其中有控制和固定消化道的牵引肌，当肌肉收缩可将触手环拉回（图 13—1）。苔藓虫个体常因分工不同而有多形现象，如有的司营养或保护等。苔藓动物具有性和无性两种繁殖方式，当有性生殖产生的纤毛幼虫，经过短暂的浮游生活即沉入水底或附着它物固定下来，发育为成虫，然后以无性出芽方式形成群体。群体骨骼是由软体外胚层分泌的钙质或角质骨骼。其最初一个虫室称原虫室，第一个出芽生成个体称祖虫室（图 13—3），再后，依次发育若干虫室，并形成多种多样的复体外形，有枝状、块状、羽状、扇状、螺旋状、球形、半球形等（图13—4），其表面有的具纹饰，如褶皱、瘤粒或星状突起以及凹面和斑点等

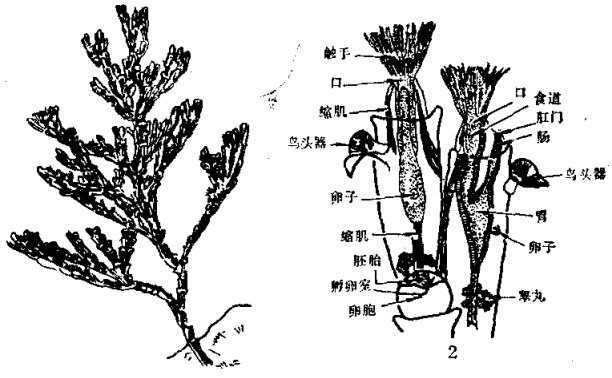


图 13—1　苔藓虫 *Bugula* 的外形及个体构造
（转引自 R. S. Bassler. 1953）
1—群体的形状；2—个体各部构造（放大）

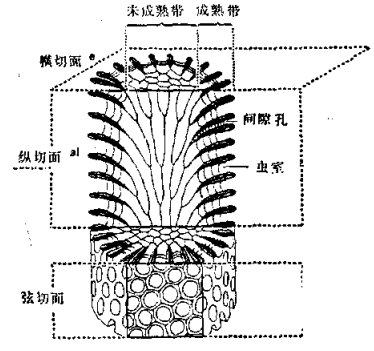


图 13—2　变口目苔藓虫硬体纵横弦切面
（示各种构造）
（据 R. Boardman 等，1987）

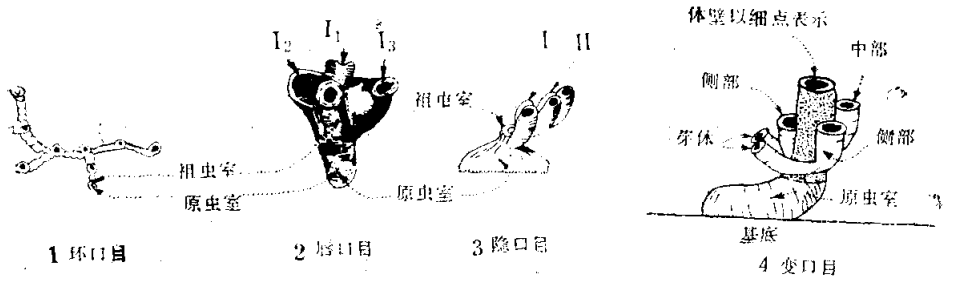


图 13—3 苔藓虫群体的发育
（转引自杨敬之等，1965）

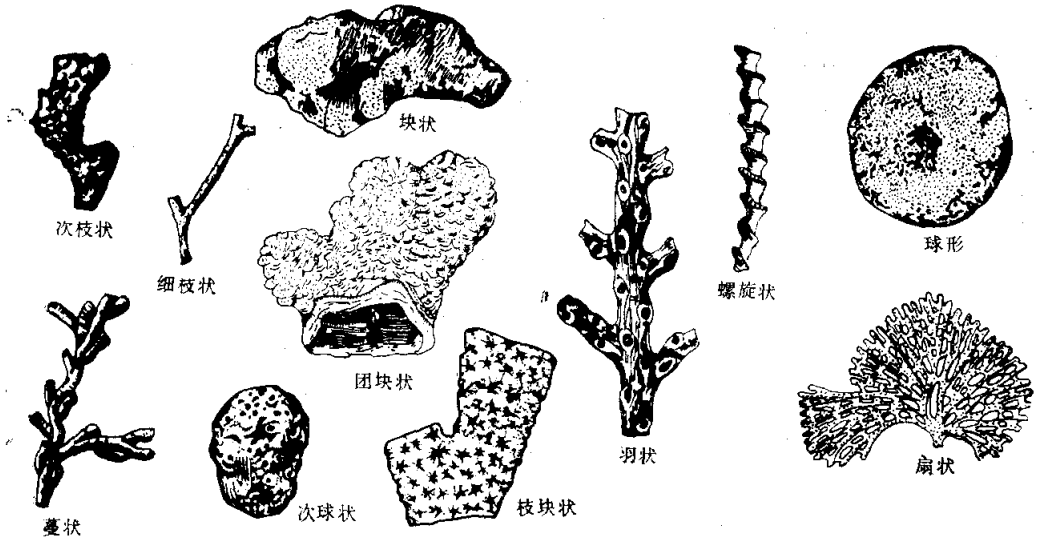


图 13—4 苔藓虫硬体的形状
（据杨敬之等，1965）

二、苔藓动物的硬体构造

苔藓虫的硬体是由许多虫室及其它骨骼构造所组成。虫室是虫体居住之所，形状多样。在发育过程中，群体通常分为未成熟带及成熟带，即两个生长阶段形成体壁厚薄及虫室形状不同（图 13—2）。在虫室之间有的发育细小管，称为间隙孔，其中横板密集，主要在成熟带发育，其横切面为圆形至多边形。有的苔藓虫（如变口目）在多边形虫室管壁交角处或间隙孔交角附近具有刺孔（图 13—5）。刺孔比间隙孔更细小，它与虫室管壁平行而穿入壁内，在横切面上表现为实心的小圆点（内有钙质充填）或中空的小圆圈。部分古生代苔藓虫的虫室之间充满泡状组织，是由一系列的泡沫板所组成（图 13—6）。它的作用还未研究清楚，可能是一种支持和联结硬体构造。泡沫组织的有无，可作为分类根据之一。

虫室的前端或近顶端的开口称为虫室口，多为圆形至多边形，在室口的后方管壁上有的可见到月牙形外凸部分称为月牙构造（图13—6）。当它发育显著时，其两端即挤入虫室

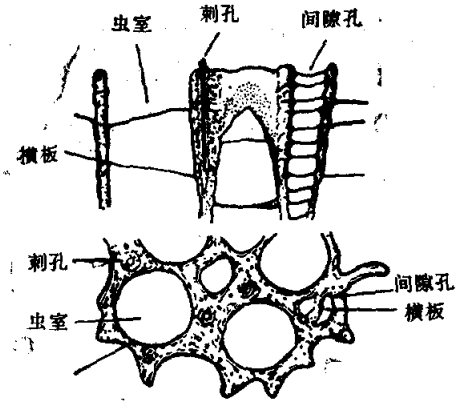


图 13—5 变口目苔藓虫的间隙孔与刺孔
（据 R. C. Moore, 1952）

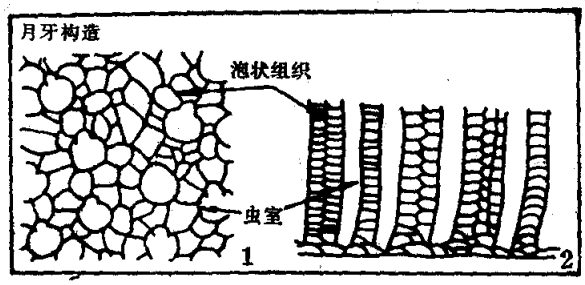


图 13—6 苔藓虫的泡沫组织与月牙构造
（据杨敬之等，1965）
1—弦切面；2—纵切面

内形成假隔壁。在有些虫室口的外围，具有钙质的微凸的环状组织称为口围，是加固室口的一种附属构造，它可与月牙构造共生。

虫室少数中空，多数具有分隔的完整横板，系个体发育各阶段的产物。有时除横板外，在管壁上还有弯曲叠复的泡沫板，见于少数变口目苔藓虫化石。

三、分类及代表属例

在《无脊椎古生物学丛书》(Part G) 一书中以及 R. Boardman 和 A. H. Cheetham (1987) 对均把苔藓动物门分为三个纲：1.窄唇纲 (Stenolaemata)，全为海生；2.裸唇纲 (Gymnolaemata)，大部分为海生；3.护唇纲 (Phylactolaemata)，数量少，全为淡水生。其中窄唇纲化石较多，着重加以介绍。分纲的依据主要据触手环形状、口部有无唇、虫室壁的成分以及群体的构造特征等。

（一）窄唇纲特征及分目

窄唇纲均为海生，具钙质硬体，虫室均呈圆柱形或棱角状，室口位于顶端。虫室有多形现象，具有比虫室大的卵胞。硬体可呈树枝或团块状。本纲包括从早奥陶世到中白垩世地层中所发现的绝大多数苔藓虫属。在古生代海相地层中，这类苔藓虫可以造礁。晚白垩世后，窄唇纲开始衰落。时代分布：奥陶纪至现代。本纲分为 4 个目。

1. 环口目 (Cyclostomata)　钙质硬体，常为树枝状，皮壳状等，室口圆形或椭圆形，虫室多呈圆管状，有时具泡沫组织或间隙孔，奥陶纪至现代。代表属 *Stomatopora*（口苔藓虫）（图 13—3,1）。

2. 变口目 (Trepostomata)　硬体形状多样，常为枝状、块状、球状、薄层状等。表面具尖峰、突起斑点等。虫室长管状或多角柱状，在未成熟区虫室壁薄，横板少。成熟区虫室壁厚，横板密而多，且常发育间隙孔和刺孔。虫室体壁分界线（中间线）清楚的称分壁，否则称为合壁。本目始现于早奥陶世晚期，至中、晚奥陶世演化迅速，在苔藓动物中占据优势地位，在志留纪减少，泥盆纪得以部分复苏，以后逐渐衰落，至二叠纪仅残存 2—3 个属。

代表属例：*Orbignyella*（奥比尼氏苔藓虫）（图 13—7,1），奥陶纪至泥盆纪；*Batostomella*（小攀苔藓虫）（图 13—7,3），奥陶纪至二叠纪；*Monotrypa*（单苔藓虫）（图 13—7,2），奥陶纪至泥盆纪；*Hallopora*（霍尔氏苔藓虫）（图 13—7,4），奥陶纪至泥盆纪。

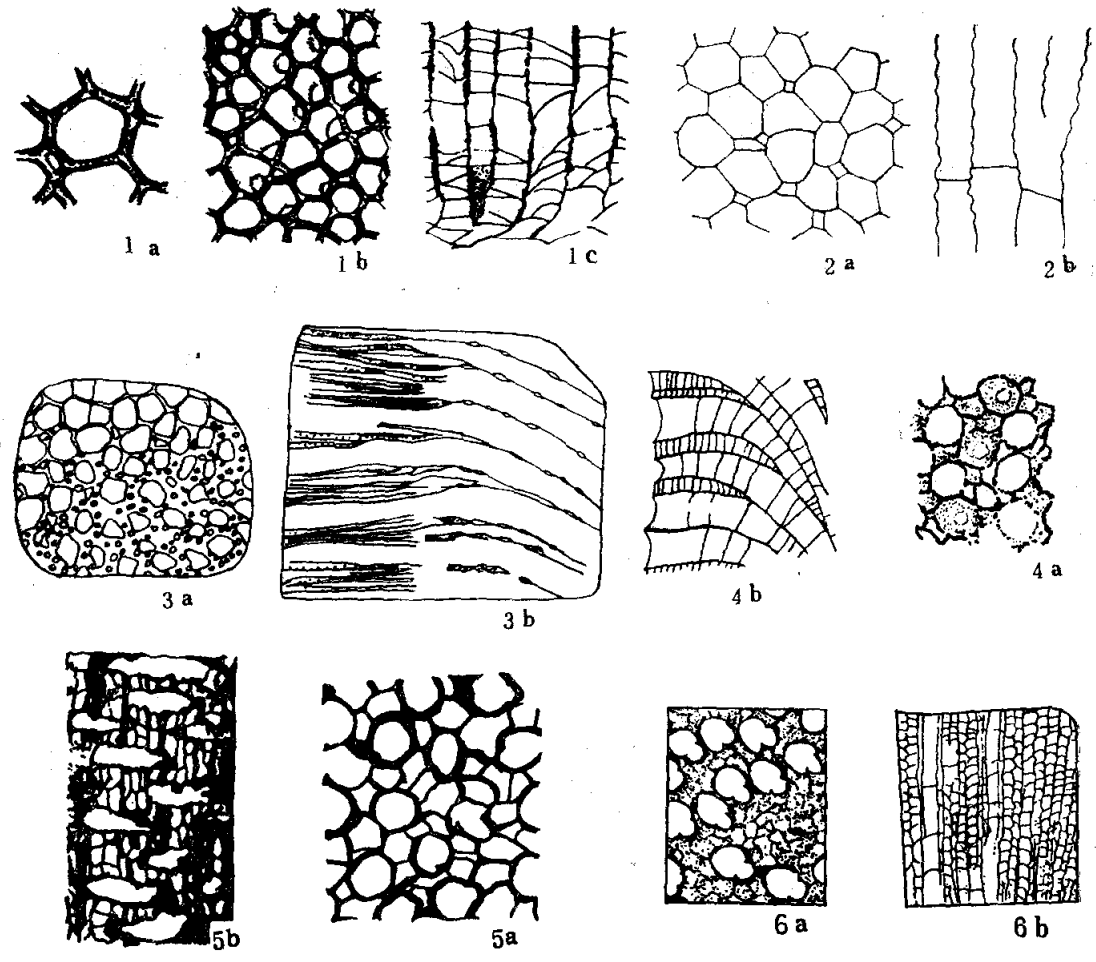


图 13—7　变口目、泡孔目的化石代表

1—*Orbignyella sublamellosa* ulrich et Bassler，1a. 弦切面，×40，1b. 弦切面，×20，1c. 纵切面，×20，O；2—*Monotrypa undulatus* (Nicholson)，2a. 弦切面，2b. 纵切面，均×19，O；3—*Batostomella chinensis* Yang，a、b 弦、纵切面，均×20，P；4—*Hallopora elegantula* (Hall)，a，b 弦、纵切面，均×20，D，北美；5—*Fistulipora tatoubuensis* Yang，5a. 弦切面，×35，5b. 纵切面，×20，D_2；6—*Dybowskiella grandis* Waagen et Wentzell，6a. 弦切面，6b. 纵切面，×16，P

3. 泡孔目（Cystoporata）　硬体通常呈块状、皮壳状、丛状或薄板状。虫室管状壁薄，横板稀少或无，月牙构造发育，虫室间有间隙孔和泡沫组织。虫室多形现象限于具有表面斑点的许多属。时代分布：早奥陶世至二叠纪。

本目代表属例：*Fistulipora*（笛苔藓虫），虫室间具泡沫组织，月牙构造明显，但未形成假隔板（图13—7,5），志留纪至二叠纪；*Dybowskiella*（戴宝斯基氏苔藓虫），月牙构造特发育，并形成假隔壁（图 13—7,6），泥盆纪至二叠纪。

4. 隐口目（Cryptostomata）　复体，绝大多数为网格状、扇状或漏斗状，部分呈

枝状、螺旋状或羽状。网状复体是由许多分枝构成。相邻两枝间有横枝相连（图13—8）。虫室较短，囊状或匣状，虫室在硬体表面的开口称为假室口，真室口隐藏硬体内部，故这类苔藓虫称为隐口目。时代分布，奥陶纪至二叠纪，三叠纪有个别孑遗。隐口目在晚奥陶世属种分异度达到极点。志留纪开始衰落。但网格苔藓虫类在石炭纪二叠纪仍较繁盛。

化石属例：*Fenestella*（网格苔藓虫），复体扇形分枝，有横枝相连形成网格，每枝有虫室两列（图13—8,2），志留纪至二叠纪；*Polypora*（多孔苔藓虫），与*Fenestella*相似，区别在于每枝上有虫室3—8排（图13—8,3）。

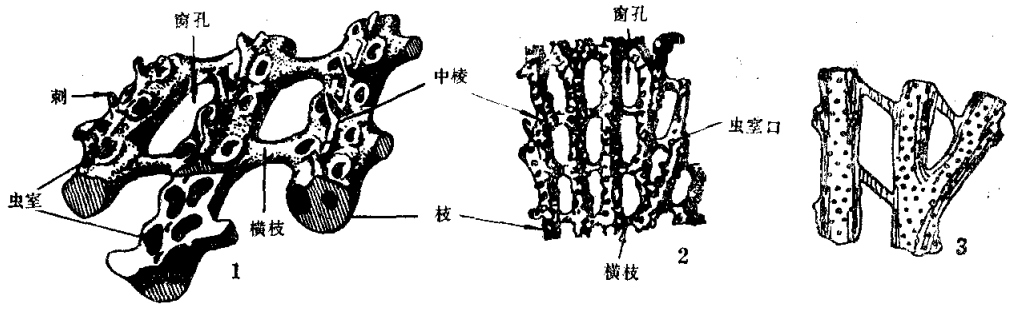


图 13—8 隐口目网状硬体构造及化石代表

（转引自武汉地院“古生物学教程”，1980）

1—*Fenestella* 复体外形及各种构造，放大；2—*Fenestella* sp. 正面视×3；3—*Polypora dendroid* M'Coy，硬体正面视，×5，C_1

（二）裸唇纲特征及分目

绝大多数为海生，少数淡水生活，虫体触手环呈圆圈状，口部无护唇。虫室的构造比窄唇纲复杂，室口常位于虫室前侧的中央。硬体形状多变。本纲在早奥陶世始现，但古生代的化石属种不多，早白垩世后才开始大量繁盛，接近1000个属，现今仍是较丰富的一个纲，可分两个目。

1．栉口目（Ctenostomata） 群体，具角质或胶质硬体，当虫体缩入虫室之后，室口顶端都有栉状突起，故称栉口目。个体呈长梨形或长柱状。室口圆，位于虫室顶端，有角质口盖。奥陶纪至现代。化石稀少，地层意义不大。

2．唇口目（Cheilostomata） 体壁为钙质或角质，当虫体缩入虫室后，室口旁有一似唇的保护器官故称唇口目。硬体类型多，有薄层状、板状、丛状等。虫室口呈圆形、椭圆形、新月形等，具几丁质口盖，常见鸟头器、鞭器。分布于中侏罗世至现代，在世界各地中白垩世开始大量出现，第三纪是它的全盛时期。本目化石在国内很少发现。

（三）护唇纲（Phylactolaemata）

触手环呈马蹄形，口部有唇保护，全为淡水生，无坚硬外壳，难以保存为化石。时代分布：第三纪至现代。

四、苔藓动物的生态及其地层意义

苔藓动物以海生为主。它能适应于各种温度和深度的水体环境，但主要繁盛于正常海水盐度和较清洁的浅海环境，尤其在25—60m深的水底区为最多。

苔藓虫适应于各种底质，固着生活，常附在腕足类、珊瑚类或软体动物的壳体上，有的可附在海藻上，随波漂游。在潮间带生活的苔藓虫一般都在室口上具有坚固的口盖，以保护软体组织。在温暖浅海环境，苔藓虫可大量繁殖，分泌钙质硬体形成礁体。苔藓动物的地史、地理分布均很广泛，在古生代和中生代海相地层划分对比具有较重要意义。古生代的苔藓动物以变口目，隐口目最为丰富。奥陶纪以变口目最为发育。其次是隐口目，志留纪是苔藓动物发育史的低潮时期。从泥盆纪开始苔藓动物在世界各地广布，种类和数量相当丰富，地层划分和古生态方面的价值均较大。

在石炭纪和二叠纪，仍以隐口目为主，总的趋势是不断衰退。古生代末，许多古老的苔藓动物类别几乎全部绝灭，代之而起的是唇口目以及另一部分环口目，但地层意义不大。我国苔藓动物化石大多产生在古生代地层中，地理分布较广。其中以变口目化石最多，隐口目次之，再其次是泡孔目。

第十四章　腕足动物门(Brachiopoda)

一、概　　述

腕足动物是海生底栖，单体（无群体），群居，具真体腔，不分节而两侧对称的无脊椎动物。体外披着两瓣大小不等的壳，壳质主要为钙质或几丁磷灰质。腕足动物是滤食性生物，其摄食器官是纤毛腕。有性生殖，幼虫约有几天至几周的浮游期，其后即产生胚壳并以肉茎附着于海底营固着生活；也有的其肉茎退化以次生胶结物或壳刺固着于海底，或自由躺卧。

腕足动物现存约有 100 属 300 余种，但在地史时期曾相当繁盛，自寒武纪至第四纪地层中均有化石记录，已描述的属近 3500 个，种数估计超过 33000。腕足动物化石在确定地质时代方面有重要意义。

二、形 态 构 造

（一）软体构造

腕足动物软体的最外部是外套膜，紧贴在两硬壳的内面，围成外套腔，被中间的横隔膜分成内脏腔和腕腔两部分。内脏腔位于后部，约占身体的三分之一；腕腔是容纳纤毛腕的空间，位于前部（图 14—1,1）。

软体大部集中在内脏腔内，包括：

1．消化排泄器官　口位于两纤毛腕着生点之间，有横隔膜连接食道、胃和肠。除无铰纲外，其它各类无肛门，粪粒从口排出。有一对肾管，一端通入腕腔，兼司生殖管的作用。

2．神经系统　围绕食道的神经环是神经中枢，神经延伸到纤毛腕和外套膜上。

3．循环系统　血管能收缩的部分构成心脏，血管在内脏腔中开口，血液无色、无细胞，可凝固。

4．生殖腺　雌雄异体，少数雌雄同体。常有两对生殖腺囊，背方和腹方各一对。生殖腺在化石上的痕迹，称生殖腺痕。

5．肌肉系统　司壳的开闭及肉茎的伸缩和扭转。以现代 *Magellania*（海杓贝）为例（图 14—1,2），其肌肉系统包括闭肌、开肌、肉茎调整肌。闭肌一对位于腹壳内脏腔区中部，向背方分成两对，附着于背壳内脏腔区中部。主开肌一对，一端附着于腹壳闭肌的前侧方，另一端附着于背壳的主突起上。其它有五个肉茎调整肌和副开肌等。无铰类的肌肉系统更为复杂，除司壳开闭及肉茎伸缩和扭转外，还有能使壳前后左右转动的数对肌肉（图 14—1,3）。

当开肌收缩闭肌松弛时，两壳前端张开（图 14—1,2 e）；当闭肌收缩开肌松弛时，

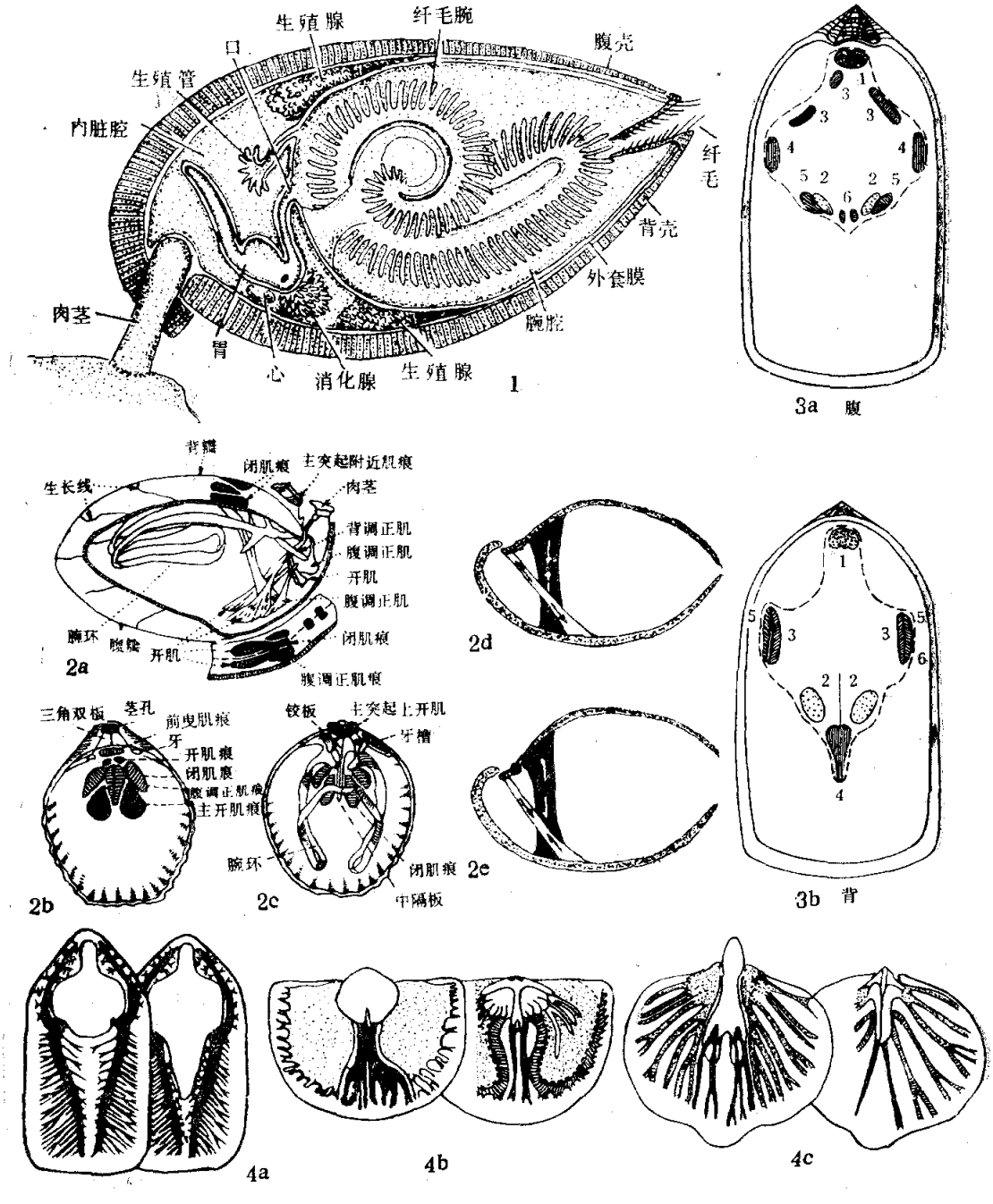


图 14—1 腕足动物软体结构

1——般模式图，示软体各部分（据 J. R. *Richardson*, 1986）；2—现代穿孔贝 *Magellania* 的肌内系统；2 a—揭去部分壳，示壳内的肌肉系统（据Hancock, 1859）；2 b—腹壳；2 c—背壳，示肌痕（据Thomson, 1927）；2 d—壳紧闭；2 e—壳开启，白色为开肌，黑色为闭肌，箭头表示肌肉收缩，⊗为铰轴；3—舌形贝的肌痕，图内数字：（1）开肌，（2）闭肌，（3）侧动肌，（4）后旋肌，（5）外侧前旋肌，（6）中侧前旋肌（据Twenhofel and Shrock, 1953）；4—膜脉痕；4 a. *Lingula*；4 b. *Strophomena*；4 c. *Athyris*；左—腹，右—背（据 *Williams and Rowell, 1965*）

两壳闭合（图 14—1,2d）。有铰合构造的腕足动物死后两壳常闭合地保存为化石。肌肉在壳上附着的痕迹在化石上可以保存为肌痕。

（二）壳的外形及定向

1．壳体定向　壳体是由大小不等的两壳组成，一般茎孔所在的壳较大，称为腹壳；另一较小的称背壳。最早分泌的硬体部分成鸟喙状，称壳喙。壳喙的一方为后方，喙旁边缘称后缘。相对的一方为前方，其边缘称前缘。把壳体分割为左右对称两部分的假想平面称为对称面。平行对称面从壳后端到前缘的最大距离为壳长；正交于长度线，两侧缘间的最大距离为壳宽；正交于长度线和宽度线，腹壳和背壳之间的最大距离为壳厚（图 14—2,1）。腹壳和背壳之间的接触线称接合缘；通过四周接合缘的假想面称接合面。

2．壳体外形　成年期壳体形态取决于生长过程中外套膜各部分分泌壳质的速率，一般前缘和侧缘壳的增长较快，在后缘大多增长很慢或不增长。观察腕足类壳体的外形可分：正视——从腹壳或背壳方向观察壳体轮廓（背视或腹视）；侧视——从侧缘方向观察壳体凸度；前视——从前缘方向观察前接合缘的变化。

（1）正视　常见的有圆形、长卵形、横椭圆形、三角形、五角形、方形等。

（2）侧视　依据两壳凸凹程度，一般可分为双凸、平凸、凹凸、凸凹和双曲等。两壳都凸称双凸；幼年期背壳凹而腹壳凸，成年期在壳体前部变为背壳凸而腹壳凹，称为双曲。其它侧视术语，前一字指背壳，后一字指腹壳（图 14—2,2）

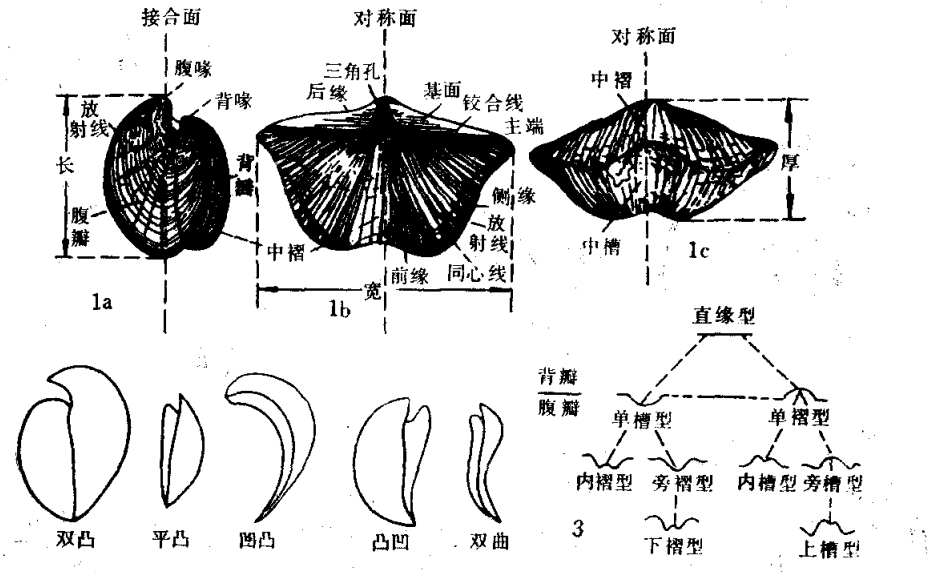


图 14—2　腕足动物的定向和硬体外部构造

1—*Cyrtospirifer*，1a—侧视；1b—背视；1c—前视，约×1；2—壳体侧视（左侧为背，右侧为腹）；3—前接合缘的变化类型，上方为背，下方为腹

（1 沿用，2、3 据王钰，1966）

（3）前视　壳体前接合缘有多种变化（图 14—2,3）。前接合缘近直线的称直缘型。但许多腕足动物壳体上有中槽、中褶（图 14—2,1），沿壳面中央至前缘的褶隆称中隆或中褶，凹槽称中槽。前接合缘向背方拱起，称单褶型；反之，前接合缘向背方凹陷，称单槽型（图 14—2,3）。

（三）硬体的基本构造

1．外部构造及壳饰

（1）壳饰　除一部分腕足动物壳面光滑无饰外，大多具有壳饰，可分以下几类：

同心状壳饰　在壳体增长过程中，由于壳质分泌的周期性间隔，在壳表留下各种同心状分布的壳饰。较细的叫同心纹，较粗的叫同心线；它们一般反映生长过程，故又称生长线（或纹）。成带状或叠瓦状的叫同心层或壳层；成波状起伏的叫同心皱或壳皱。

放射状壳饰　自壳喙向前缘和侧缘放射状分布的壳饰。细弱的叫放射纹或壳纹；较粗但不影响壳内面的叫放射线或壳线；粗强，不仅见于壳表而且影响壳内，在接合缘呈明显波状起伏的称放射褶或壳褶。放射状壳饰是由外套膜前缘和侧缘起伏的褶襞形成的。放射状壳饰可疏密不一，可粗细相间（图 14—6,6），可褶线重叠（图 14—10,6）；并且常以分枝式或插入式增多，有时可集聚成簇状（图 14—13,7）；以及与同心壳饰交会成网格状（图 14—8,2）等，构成复杂的组合。

刺状壳饰　某些腕足动物，尤其是长身贝类，壳表具刺；此外，石燕贝目、无洞贝目

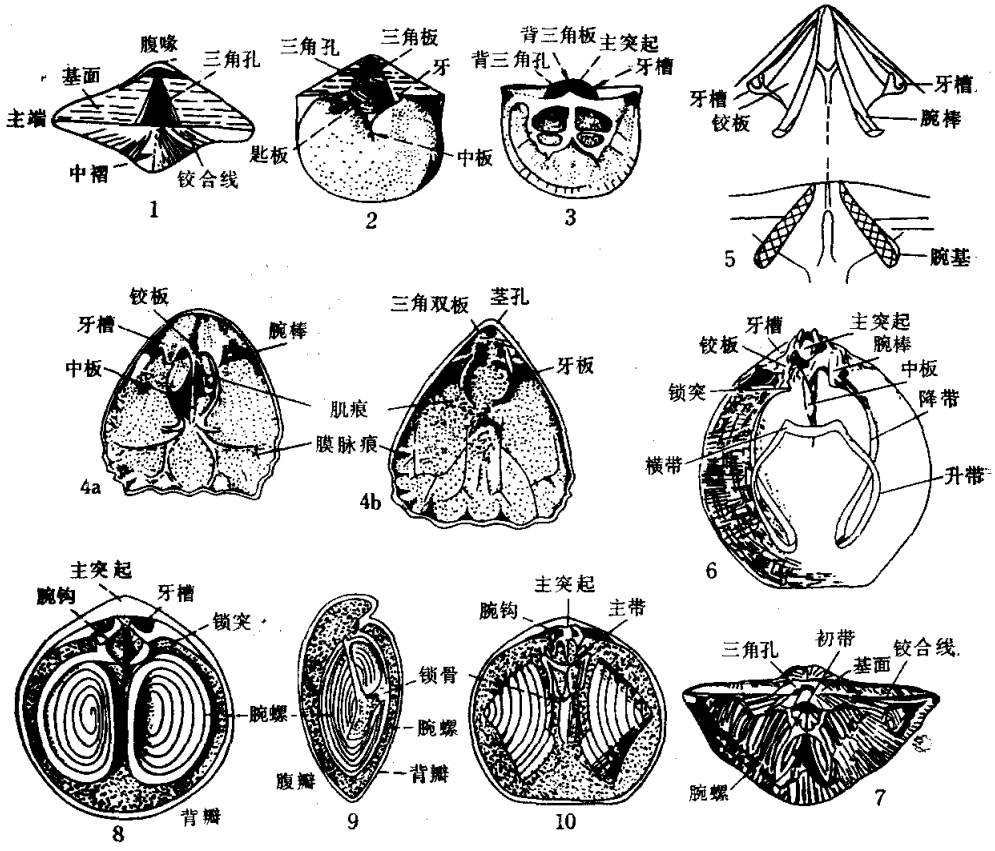


图 14—3　硬体基本构造

1—*Spiriter*（石燕贝）的后视；2、3—*Clitambonites*（倾脊贝）的腹壳和背壳内部；4—*Dihlkorhynchia*（双槽嘴贝），4a 背内，4b 腹内（据杨遵仪、徐桂荣，1966）；5—穹房贝型腕棒和正形贝型腕基（据 Williams 等，1965）；6—*Neothyris*（新窗贝）的腕环（据 Thomson，1927）；7—石燕贝型腕螺（据 P. Tasch，1973）；8—无洞贝型腕螺；9、10—无窗贝型腕螺

（除 4、5、6、7 外，据 Twenhofel and Shrock，1935）

和无窗贝目的某些属也可具壳刺。壳刺常见于后缘（图14—7,1a），或见于耳翼，或只见于腹壳（图14—7,3），或在背、腹壳都有密集的刺（图14—8,4），或生长在放射线与同心层的交会处。壳刺可成同心状或放射状排列，也有不规则排列。壳刺残留的痕迹，细的叫壳粒，粗的叫壳瘤。壳刺在动物生活中起固着作用。

微细壳饰　借助放大镜或双目立体镜才能观察到的微细壳饰有细网格、细粒、细刺、细鳞片和细放射纹等。

（2）壳体后部构造　包括壳喙、铰合线、基面、茎孔和三角孔等。

壳喙　位于壳的后端，腹壳和背壳均有壳喙，一般腹喙较明显，或尖耸或弯曲。壳喙附近壳的最后端称顶区或喙区。

铰合线　两壳开合的假想轴称铰轴（图14—1，2d、2e），铰轴附近的壳缘称铰合线或铰缘，或长或短，或直或曲。铰合线两端为主端，或圆或方，或尖伸作翼状。

基面　自壳喙向两侧伸至主端的壳肩与铰合线包围的三角形壳面叫基面（图14—3,1）。腹壳和背壳都可有基面，但通常腹基面较发育。类似基面但界线不明确的称后转面（图14—1,2b）。

茎孔和三角孔　肉茎伸出的圆形或椭圆形孔为茎孔（图14—1,2b）；茎孔常位于腹喙下基面或后转面中央，或在腹基面上方或下方，少数可位于腹喙上或喙区，也可位于腹背两壳之间。有些腕足动物由于肉茎在成年期退化而无茎孔。基面中央成三角形的孔洞，称三角孔（图14—3,1），在背壳的称背三角孔。三角孔有时部分（留出茎孔）或全部被覆盖；覆盖物有两种：单个三角形板叫三角板，两块胶合或分离的板叫三角双板（图14—1，2b，14—3,4b）。

2．壳内构造

（1）铰合构造　包括铰齿与铰窝。铰齿和铰窝是两壳相互铰合的枢纽，起开闭支点的作用。

铰齿　位于腹壳三角孔前侧角的两个突起物称铰齿或牙（图14—3,2）。有时铰齿下有支板称齿板（图14—3，4b）；齿板相向延展联合为匙状物，称匙形台或匙板（图14—3,2）。匙形台常作为肌肉附着处；其下可有板支持，或者直接附着壳底，或者悬空。

铰窝　背壳三角孔前侧角或主突起的前侧，各有一个凹槽，承纳腹壳的铰齿，称铰窝或牙槽（图14—3，4a、5）。铰窝之下有时也可有铰窝支板。

（2）主基　是背壳后部，包括铰板、主突起和腕基等构造的综合名称。

铰板　牙槽内缘向中间延伸的板状物称铰板（图14—3，4a、5）。铰板或在中央连合，或者分离。

腕基　在内铰板和外铰板之间各有一个伸向前方的突出物，它是纤毛腕或腕骨的支撑点，称为腕基（图14—3,5）。在铰板不发育的类别中，腕基位于铰窝内脊的前端。腕基下有时有腕基支板。

板槽　在有些类别中，铰板或腕基支板相向在中央连接成“∨”形小腔，称为板槽或隔板槽（也可称腕房）。通常是肌肉附着的地方。板槽一般都有中板支持。

主突起　背喙下有一突起叫主突起（图14—3、6、8、10），可以是单个突起，也可分叉。背壳的开肌附着在主突起上。

（3）腕骨与腕痕　纤毛腕的支持骨架是腕骨，有三种基本类型：腕棒、腕环和腕

螺。

腕棒　从腕基向前延伸呈短棒状，称腕棒（图 14—3，5），当呈钩状时又称腕钩。

腕环　腕棒前伸并连接成环带状的称腕环。腕环初始部分叫初带或降带，降带向腹方转折并向后延伸为升带，在末端连接两升带的称横带（图 14—1，2a、2c；14—3，6）；简单的腕环只有降带和横带而无升带（图 14—11，3b）。

腕螺　自腕棒向前作螺旋状延伸称腕螺。与腕基连接的第一个螺带称初带，在初带上连接两腕螺的称腕锁。腕螺形态多样，主要有三种类型：石燕贝型——初带向前伸展，腕

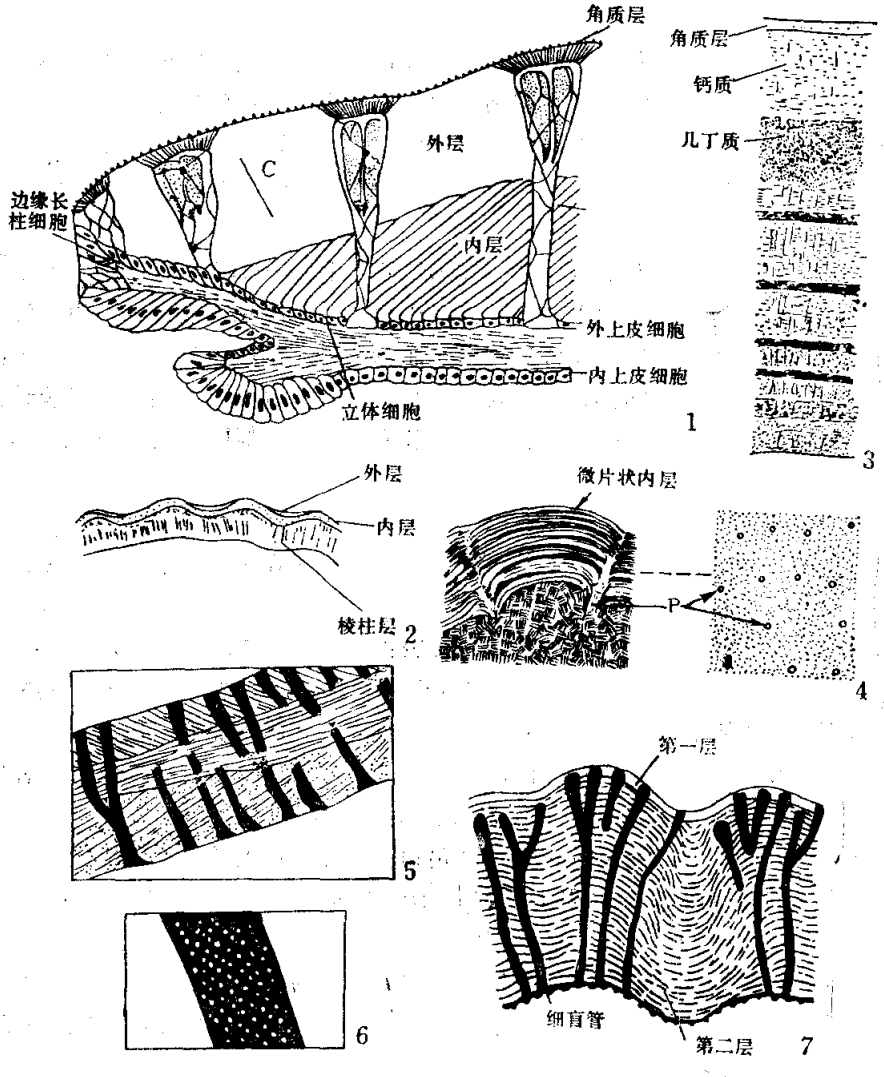


图 14—4　壳的结构和壳疹

（据 Williams 等，1956）

1—穿孔贝类壳层和外套膜切片，图中C为晶轴方向；2—*Conchidium*（壳房贝）的壳层；3—*Lingula* 的壳层，为几丁质与钙质互层（1—3，据 Williams 等，1956）；4—*Strophomena* 的假疹，P为针状突起和壳表的凹孔，针状突起处钙质微片状内层向内隆起成喇叭状（据 Twenhofel and Shrock，1935）；5—*Nudispiriferina*（裸准石燕）垂直壳的显微薄片，穿过外层和内层的壳疹，并有分叉；6—*Qingyenia*（青岩贝）立体镜下的壳疹（5—6，据杨遵仪、徐桂荣，1966）；7—*Terebratulina*（准穿孔贝）切片，示壳层及微盲管

螺顶指向主端（图 14—3，7）；无窗贝型——初带向前伸展，腕螺顶指向两侧（图 14—3，9、10）；无洞贝型——初带向两侧缘延伸，腕螺顶指向背方（图 14—3，8；14—12，3）。

有些类别纤毛腕附着在背壳内表面的脊状突起上，可以成钩状、螺状等（图 14—，，b 1；3 b），称为腕痕。

（4）膜脉痕及肌痕　外套膜中常有 2—4 对（腹壳和背壳各一对或二对）膜脉管，从体腔伸出，向四周作多次分枝。膜脉管有输送体液和呼吸的功能。膜脉管在化石内表面留下的痕迹称为膜脉痕（图 14—1，4）。肌痕也是化石壳体内表面常见的特征（见“软体结构”一节）。

3．壳的成分和结构　腕足动物外壳按其成分可分为两类：几丁磷灰质壳和钙质壳。这两类的壳层结构和微细结构明显不同。

（1）几丁磷灰质壳　壳表层是薄膜状有机角质层；角质层内的壳质有三种类型：几丁质和磷灰质或钙质互层，如 *Lingula*（舌形贝）（图 14—4，3）；磷灰质均匀地分散在几丁质中，壳质不分层，如 *Discinisca*（平圆贝）；主要或全部是几丁质，如 *Acrothele*（乳房贝）。

（2）钙质壳　大多数具铰类和部分无铰类都具钙质壳，结构比较复杂，一般可分为三层：

表层　有机质薄层，具有蜂窝状结构，见于现代腕足动物壳表，化石上不易保存，但有时能见微小的多边形痕迹。

钙质外层　为隐晶质或很细的方解石纤维，纤维长轴平行晶轴 C，垂直于壳面，厚度均匀。该壳层是由外套膜外上皮细胞的边缘长柱细胞所分泌，沿壳缘增长，决定壳形和壳饰。

钙质内层　可分微片状、纤维状或棱柱状（图 14—4，1、2）三种情况，方解石晶体 C 轴与外层一致。该层是外套膜外上皮的立体细胞分泌的结果，填充外层的起伏。

（3）微细结构　直径只有几微米或几十微米的微孔穿过壳层称为疹（图 14—4，5、6）；它是由外套膜的细微盲管（图14—4，7）穿过钙质内层伸入钙质外层，形成细管状结构。具疹的壳称疹壳。另一类为假疹壳，由于钙质内层中分散的微针棒，被微片状壳质包围，呈喇叭状，当外层磨蚀后可见到许多微小凹坑，易误为疹，因此叫假疹（图 14—4，4）。也可由内层微小的乳头状突起形成假疹。此外另有许多壳的壳质致密无孔，称为无疹壳。

三、分类及化石代表

腕足动物门的系统分类，主要是根据对化石的研究建立的，因为现生腕足动物太少，不能从现代生物学的观点提出分类。自从赫胥黎（T. H. Huxley, 1869）提出以铰合构造的有无作为分类根据以来，腕足动物门长期只分为两个纲：无铰纲和具铰纲。近年来许多学者尝试提出新的分类方案，如徐桂荣（1980）提出划分四个纲的分类，Goryansky & Popov（1985）提出另立舌形贝纲（Lingulata）。鉴于这些新的分类方案还未被广泛接受，本书参考 A. J. Rowell 和 R. E. Grant（1987）的分类意见，采用下述分类系统（删减国内不常见的类型）。为便于读者参考，列表（表 14—1）比较传统的两纲分类和新的四纲分类。

表 14—1 腕足动物门分纲依据

分类依据 Huxley 1869 / 徐桂荣 1980	无铰纲 Inarticulata		具铰纲 Articulata	
	无铰纲 Inarticulata	始铰纲 Foarticulata	具铰纲（狭义）Articulata	腕铰纲 Brachiarticulata
铰合构造	无铰齿及铰窝	具原始的铰齿和铰窝，或者有清楚的铰线（两壳开合时不左右旋转）	铰齿及铰窝发育	铰齿及铰窝发育
腕支持构造	无	无	具腕基或腕痕	具腕骨，即具腕棒、腕环或腕螺
茎孔附近构造	具茎沟或茎孔，无三角板	具茎孔，三角孔、有时具假三角板	具茎孔、三角孔，常具三角板	具茎孔、三角孔，常具三角板或三角双板
肌肉系统及有关构造	复杂，有旋动肌能使两壳前后或左右相对移动	较复杂，无旋动肌，两壳只能开合	简化，闭肌和开肌强大，主突起及匙形台发育或外套腔窄	简化，闭肌和开肌强大，外套腔宽厚
壳质和结构	大部是几丁磷灰质壳，也有钙质壳	大多为钙质壳，壳的钙质内层为微层状、具疹或无疹	钙质壳，钙质内层为微粒状或纤维状，假疹或无疹	钙质壳，钙质内层多为纤维状，有时为棱柱状。具疹或无疹
肛门	有	不明	不明	无
个体发育	胚壳期间肉茎发生在两壳内，后期才伸露壳外，从胚胎的腹部长出	不明	胚胎发育中，背外套膜反转，肉茎从胚胎尾基长出，有些类型肉茎可能从腹部长出	胚胎期间外套膜全部反转，肉茎自胚胎的尾部长出
时代	Pre∈—Rec.	∈—P	$∈_1$—Rec.	O_1—Rec.
包括的目	舌形贝目 Lingulida 乳孔贝目 Acrotretida 小圆货贝目 Obolellida 神父贝目 Paterinida	三分贝目 Trimerellida 尼苏贝目 Nisusiida	正形贝目 Orthida 五房贝目 Pentamerida 扭月贝目 Strophamenida 长身贝目 Productida 鞘壳贝目 Thecideida	小嘴贝目 Rhynchonellida 穿孔贝目 Terebratulida 石燕贝目 Spiriferida

（一）无铰纲 Inarticulata

1．舌形贝目（Lingulida） 大多是几丁磷灰质壳，轮廓一般是长椭圆、圆形和三角形，侧视双凸，肉茎从两壳间伸出，腹壳后部有假间面，具明显的茎沟。许多现代的舌形贝类主要生活在潮间带和潮下浅水区，穴居在泥质海底中。早寒武世至现代。化石代表如 *Lingula* Bruguiere, 1792（舌形贝），见图 14—5。

2．乳孔贝目 Acrotretida 磷灰质壳或钙质壳，腹壳或背壳为圆锥形，茎孔接近腹壳的喙部，常呈裂沟状。寒武纪至现代。化石常见于浅海相地层，其代表有 *Acrothele* Linnarsson, 1876（乳房贝），*Orbiculoidea* d'Orbigny, 1847（圆凸贝）（图 14—5）。

（二）具铰纲 Articulata

1．三分贝目（Trimerellida） 钙质壳，具原始的铰合构造，假基面或基面发育，具假三角板，肌痕复杂。早寒武世至志留纪。浙江江山中奥陶世地层中有丰富的三分贝类化石，如 *Sinotrimerella* Li et Han（中华三分贝）（图 14—5,5）。

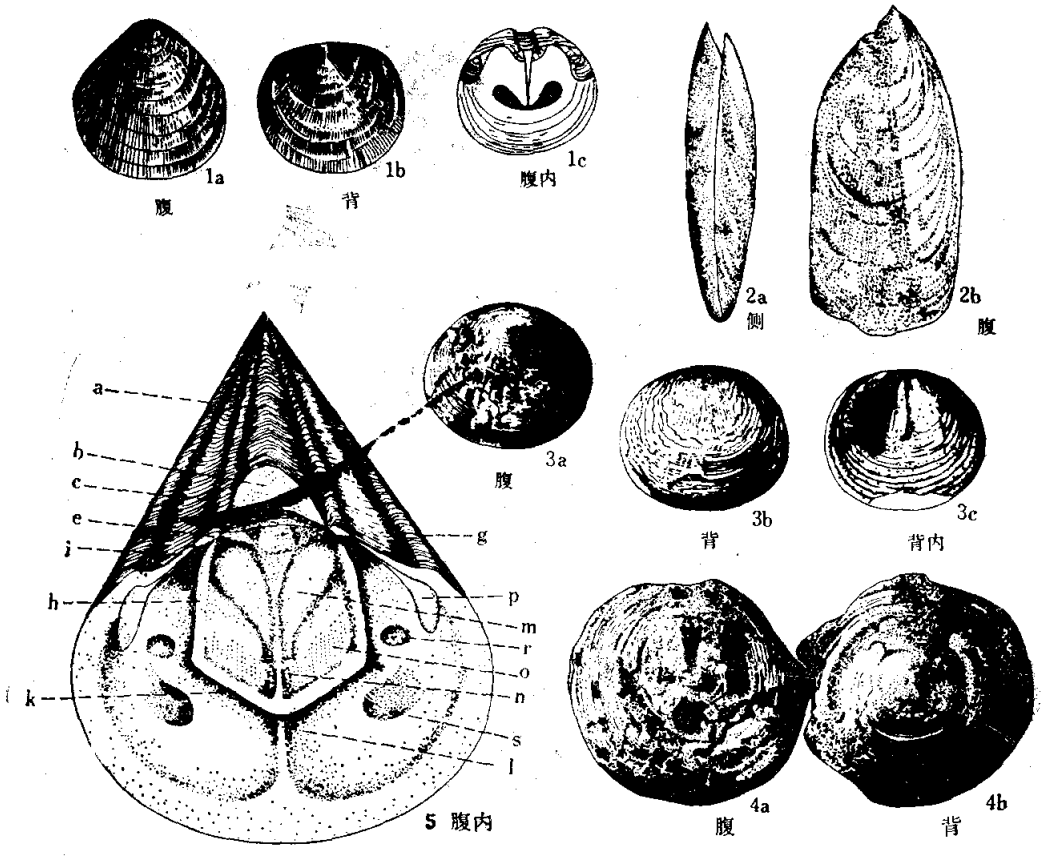


图 14—5 无铰纲和具铰纲三分贝目化石代表

1—*Obolus apollinis* Eichwald, ×2, O; 2—*Lingula unguis* Linnaeus, ×2, Rec; 3—*Acrothele eryx* (Walcott), ×3, $\in_2$; 4—*Orbiculoidea forbesi* Davidson, ×4, S_2; 5—*Sinotrimerella jiangshanensis* Li et Han, ×2, O_2, a. 假三角板, b. 三角斜板, c. 三角脊, c. 原始铰牙, h. 肌痕台, i. 顶腔, k. 台穹, l. 中板, g、m、a、r、s. 肌痕, p. 侧新月面

（1据Walcott, 1912; 2、3据Давиташвили, 1949; 4据Rowell, 1965; 5据李罗照、韩乃仁，1980）

2．正形贝目 Orthida　钙质壳，无疹或具疹。铰合线直长，基面发育。有时具假匙形台或匙形台；腕基发育，有时有腕基支板。大多有放射壳饰。化石代表有 *Sinorthis* Wang, 1955（中华正形贝），*Schizophoria* King, 1950（裂纹贝）（图 14—6，1、2）。

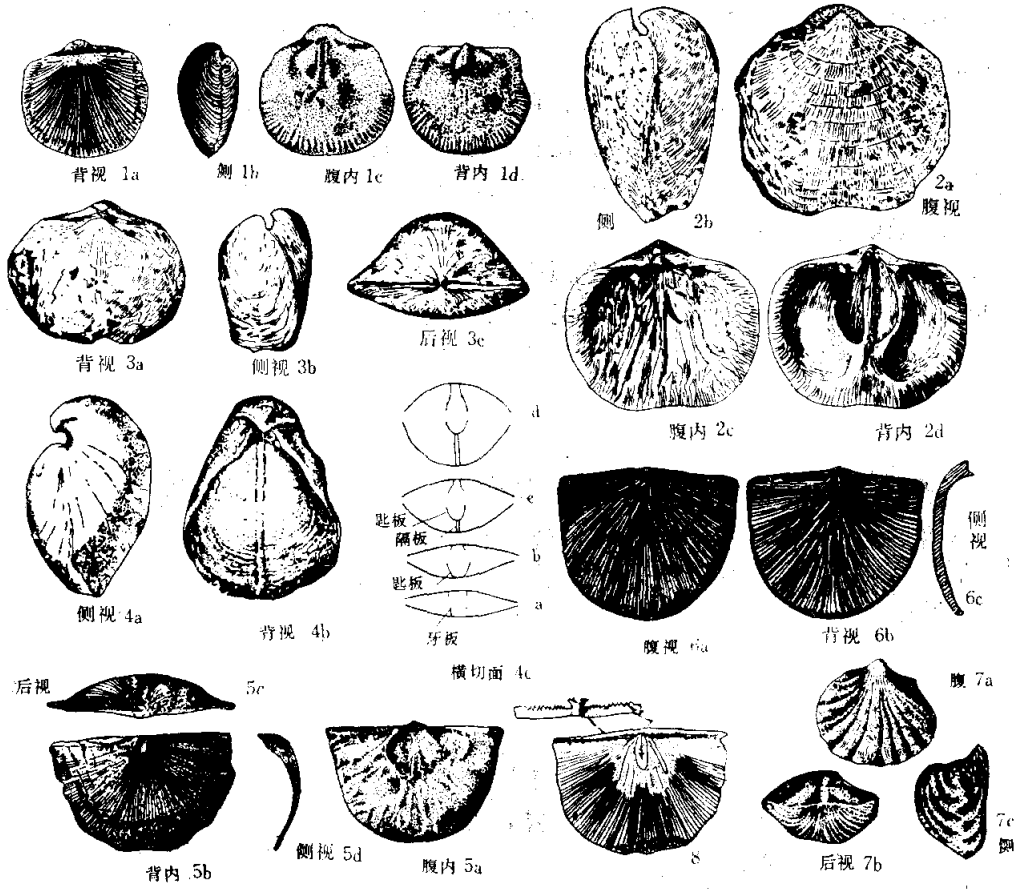


图 14—6　具铰纲正形贝目、五房贝目和扭月贝目化石代表

1—2　正形贝目，1—*Sinorthis typica* Wang, ×2, O_1；2—*Schizophoria striatula* Schlotheim, ×1, S-P；3—4 五房贝目，3—*Yangtzeella poloi* Martelli, 约×1, O_1；4—*Pentamerus dorsoplanus* Wang, 约×0.5, S_1；5—8扭月贝目，5—*Strophomena* sp. ×1, O；6—*Rafinesquina trentonensis* Conrad, 约×0.5, O；7—*Meekella triatocostata* (Cox), 约×0.8, P；8—*Stropheodonta* sp., 约×0.7, D

（1 据王钰，1955；2、3、5、6 据杨遵仪等，1957；4 据王钰，1956；7 据 Cooper, 1944；8 据 Twenhofel and Shrock, 1935）

3．五房贝目 Pentamerida　钙质壳，无疹，壳双凸。腹壳内发育匙形台；背壳内具腕基支板，支板常联合为腕房。中寒武世至晚泥盆世。一般认为一些大型五房贝类生活在潮下浅海环境。化石代表有 *Yangtzeella* Kolarova, 1925（扬子贝），（图 14—6，3），*Pentamerus* Sowerby, 1812（五房贝）（图 14—6，4）。

4．扭月贝目 Strophomenida　钙质假疹壳；外套腔一般较窄，铰合线直长，常具假三角板，成年茎孔退化。铰齿及铰窝发育，具腕基。中奥陶世至二叠纪。化石代表有 *Strophomena* Blainville, 1825（扭月贝）；*Rafinesquina* Mall et Clarke, 1982（拉氏贝）；*Meekella* White et St. John, 1867（米克贝）；*Stropheodonta* Hall, 1852（锯齿贝）（图 14—6，5、6、7、8）。

5．长身贝目 Productida　钙质假疹壳，常为凹凸型，少数平凸。有的具膝折，壳刺和腕痕。晚奥陶世至二叠纪。分两亚目：戟贝亚目 Chonetidina 和长身贝亚目 Productidina。戟贝亚目的化石代表有*Chonetes* Fischer, 1837（戟贝），*Waagenites* Paeckelmann, 1930（似瓦岗贝）；长身贝亚目的代表有 *Productella* Hall, 1867（小长身贝），*Linoproductus* Chao, 1927（纹线长身贝），*Gigantoproductus* Prentice（大长身贝），*Dictyoclostus* Muir-Wood, 1930（网格长身贝），*Echinoconchus* Weller, 1914（轮刺贝）(图14—7，14—8)，以及 *Oldhamina* Waagen, 1884（欧姆贝），*Leptodus* Kayser, 1892（蕉叶贝）(图 14—9)。

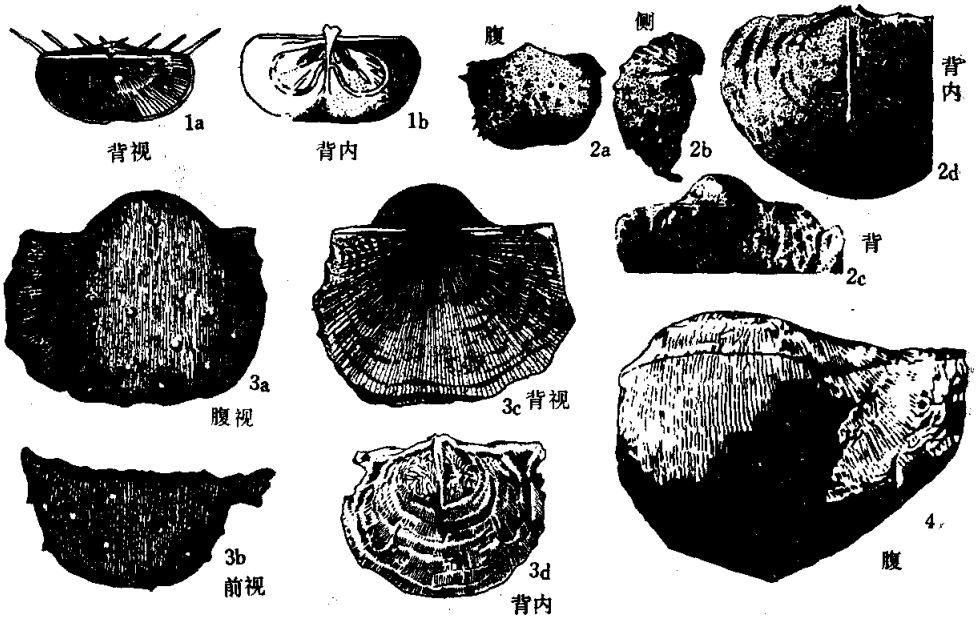


图 14—7　长身贝化石代表（一）

1—戟贝亚目；1—*Chonetes* sp., ×1, S_2；2—4 长身贝亚目；2—*Productella subaculeata* (Murchison), ×4, D_2；3a，3b—*Linoproductus cora* (d'Orbigny)，×0.5，C；3c，3d—*L. antiguus* Stepanov, 0.5，C；4—*Gigantoproductus* sp., ×0.8，C。

（1 据 Давиташвили, 1949；2 据 Muir-Wood and Williams, 1965；3 据 Waagen, 1884；3d据 Иванова, 1935；4 据杨遵仪等，1957）

6．小嘴贝目 Rhynchonellida　壳无疹，少数具疹，腕棒发育，喙部钩曲如鸟喙。双凸，铰合线短，三角孔有时为三角双板覆盖。中奥陶世至现代。化石代表有 *Yunnanella* Grabau, 1931（云南贝）(图14—10,1)，*Yunnanellina* Grabau, 1931（小云南贝），*Diholkorhynchia* Yang et Xu, 1966（双槽嘴贝）(图 14—10,2)，*Nantanella* Grabau, 1936（南丹贝）(图 14—10,3)，*Septaliphorioidea* Yang et Xu, 1966（似隔板槽贝）(图 14—10,4,5)。

7．穿孔贝目 Terebratulida　贝疹壳，腕环发育，双凸，铰合线弯短，三角孔上常有三角双板。中志留世至现代。化石代表有 *Stringocephalus* Defrance, 1825（鹦头贝）(图 14—11，1)，*Sanqiaothyris* Yang et Xu, 1966（三桥贝）(图 14—11，2)，*Dielasma* King, 1859（两板贝）(图 14—11，3)。

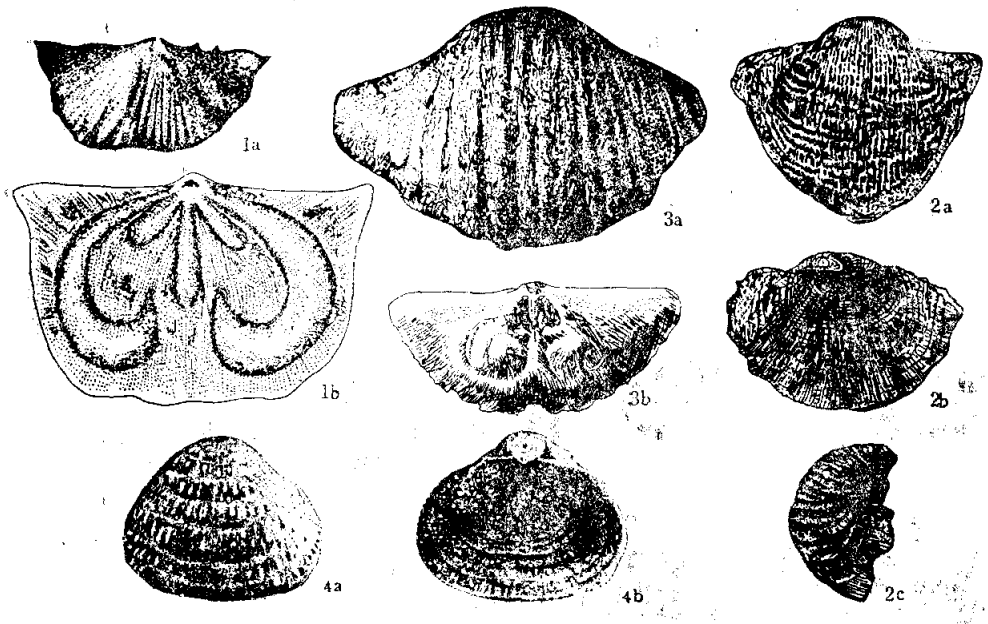


图 14—8　长身贝目化石代表（二）

1—戟贝亚目；1—*Waagenites soochowensis* (Chao)，1a腹×3，1b背×6，P；2—4 长身贝亚目；2—*Dictyoclostus semireticulatus* (Martin)，×0.8，C；3—*Giguntoproductus giganteus* (Martin)，3a腹，约×0.4，3b背内，约×1/4，C；4—*Echinoconchus liangchowensis* Chao，×1，C

（1a据赵亚曾，1928；1b据詹立培，1979，2据 Muir-Wood & Cooper，1960；3据 Сарычева и Сокольская，1952，4据王钰，1955）

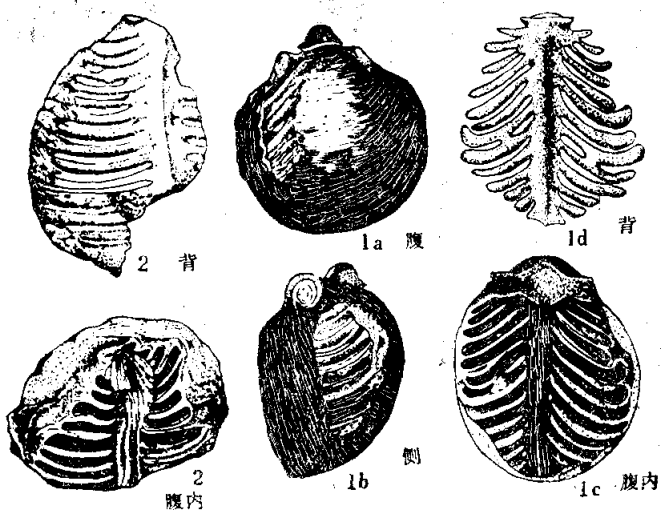


图 14—9　长身贝化石代表（三）

欧姆贝亚目；1—*Oldhamina decipiens* Konick，×0.6，P；2—*Leptodus nobilis* (Waagen)，约×0.6，P。

（1—2据 Waagen，1884）

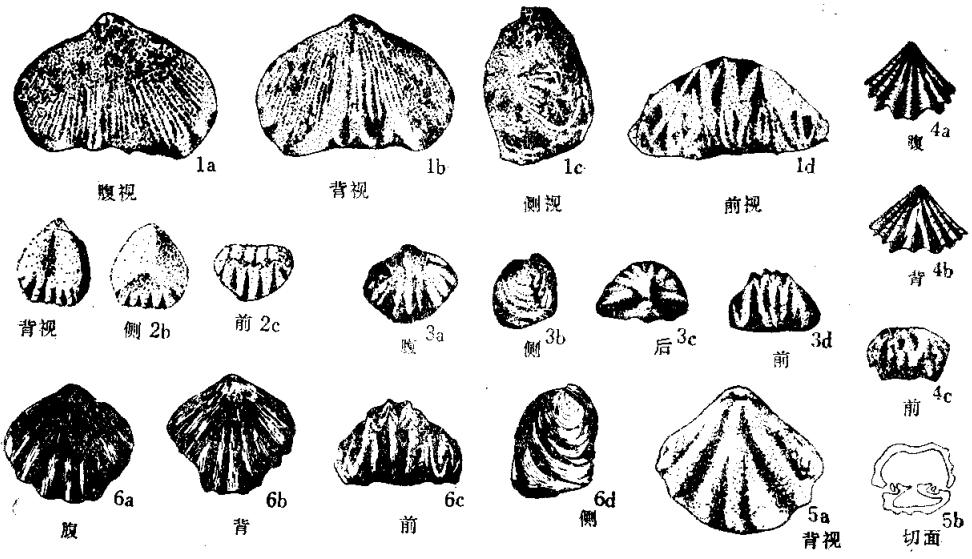


图 14—10　小嘴贝目化石代表

1—*Yunnanella synplicata* Grabau, ×1.5, D_3; 2—*Diholkorhynchia sinensis* (Kokcn), ×1, T_1; 3—*Nantanella mapingensis* Grabau, ×1, C_3; 4、5—*Septaliphorioidea paucicostata* Yang et Xu, 4 约×2, 5 a×4, 5 b 为横切面距腹喙顶 1.4 mm, T_2; 6—*Yunnanellina triplicata* Grabau, ×1.5, D_2

（1 据标本；2、4、5 据杨遵仪、徐桂荣，1966；3 据 Grabau, 1936；6 据 Grabau, 1931）

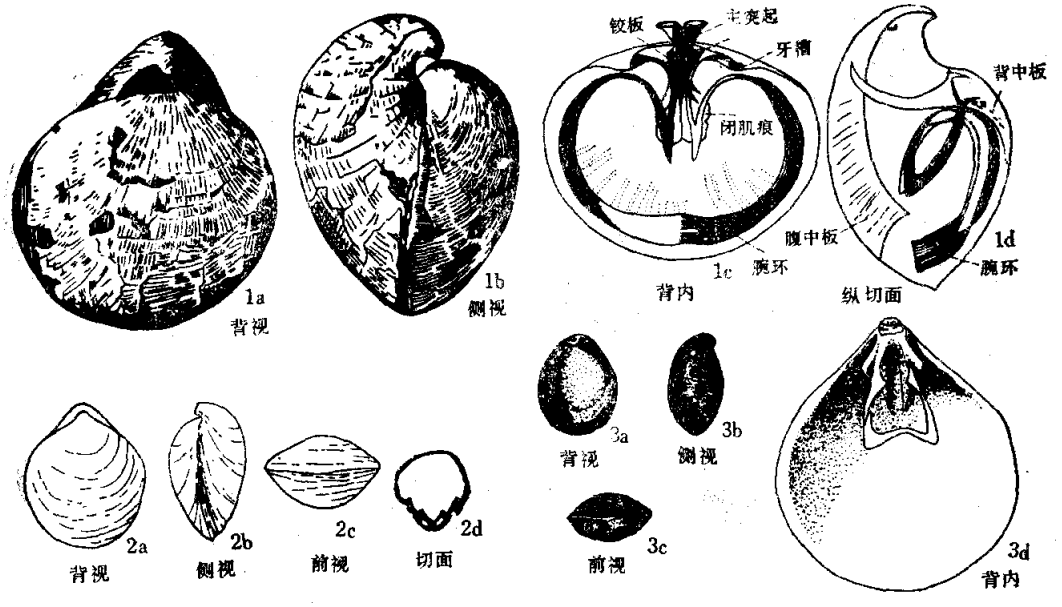


图 14—11　穿孔贝目化石代表

1—*Stringocephalus burtini* Defrance, ×0.5, D_2; 2—*Sanqiaothyris elliptica* Yang et Xu, ×1, T_2; 3—*Dielasma elongatam* (Schlotheim), 约×2.5, P

（1 据杨遵仪等，1957；2 据杨遵仪、徐桂荣，1966；3 据 Waagen, 1882）

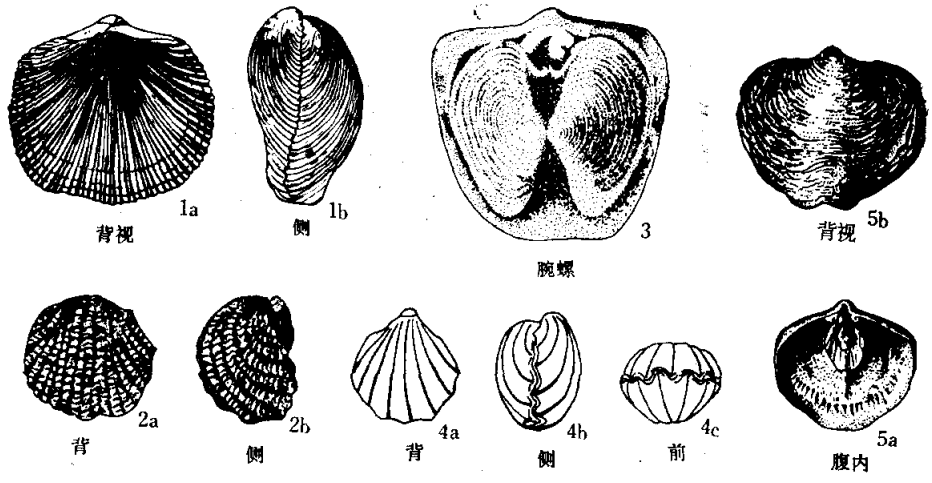


图 14—12　无洞贝亚目和无窗贝亚目化石代表

1—3　无洞贝亚目：1—*Atrypa desquamata* Sowerby, ×1, D_2；2—*Spinatrypa aspera* Schlotheim, ×0.8, D_2；3—无洞贝型腕螺, ×1.2。4—5　无窗贝亚目：4—*Neoretzia subcicularis* Yang et Xu, ×2；T_2；5—*Athyris spiriferoides* (Eator), 5 a×0.5, 5 b×0.7, D。

（1 据杨遵仪等，1957；2、3、5 据 Hall and Clark, 1893—1894；4 据杨遵仪、徐桂荣，1966）

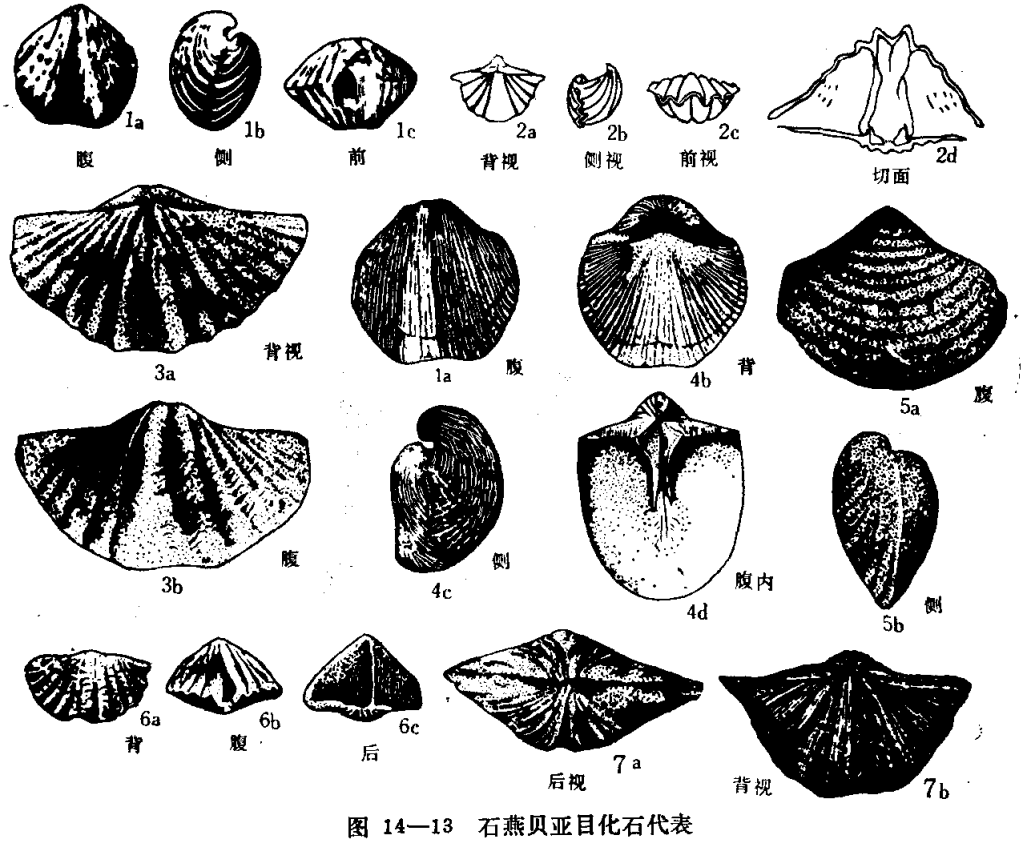


图 14—13　石燕贝亚目化石代表

1—*Howellela tingi* (Grabau), ×2, S_2—S_3；2—*Pseudospiriferina variabilis* Yang et Xu, 2 a、b、c×1, 2 d 切面距腹喙 3.8 mm，约×3，T_2；3—*Acrospirifer ordinaris* Hou et Xian, ×1, D_{1-2}；4—*Choristites loczyi* var. *latus* Fredericks, ×0.7, C_2；5—*Squamularia kwangsiensis* Wang, ×1, C_3；6—*Lepismatina hsui* Wang, ×1, T_2；7—*Neospirifer cameratus* (Morton)，约×1，C_2

（1 据杨遵仪等，1957；2 据杨遵仪、徐桂荣，1966；3 据侯鸿飞等，1975；4 a—c 据赵亚曾，1929，4 d 据 Сарычева и Сокольская，1952；5、6 据王钰，1955；7 据 Hall and Clarke, 1893）

8．石燕贝目 Spiriferida　具腕螺，中奥陶世至早侏罗世。按腕螺的类型分为三个亚目：（1）具无洞贝型腕螺的无洞贝亚目（Atrypidina），其代表为*Atrypa* Dalman，1828（无洞贝），*Spinatrypa* Stainbrook，1951（刺无洞贝）（图 4—12）；（2）具无窗贝型腕螺的无窗贝亚目（Athyridina），其代表有 *Neoretzia* Dagys，1963（新莱采贝），*Athyris* McCoy，1848（无窗贝）（图 14—12）；（3）具石燕贝型腕螺的石燕贝亚目（Spiriferidina），其代表有 *Howellella* Kazlowski，1946（郝韦尔石燕），*Pseudospiriferina* Yang et Xu，1966（假准石燕），*Acrospirifer* Helmbrecht et Wedekind，1926（巅石燕），*Choristites* Fischer，1825（分喙石燕），*Squamularia* Gemmellara，1899（鱼鳞贝），*Lepismatina* Wang，1955（叠鳞贝），*Neospirifer* Frederick，1919（新石燕）（图 14—13）。

四、生　　态

现代腕足动物在世界各个海域都有发现，在南极周围、南美、澳大利亚和新西兰等海域分布很普遍，有时成为海生群落的主要成员；其它在北美太平洋沿岸、北极附近、地中海和日本海等海域都有发现；我国黄海、东海和南海等地也有腕足动物。在水深 200m 左右地段现生种数量最多。最近的研究表明，现生腕足动物在各种深度都能生存，在南大西洋 6179m 的深水拖网获得一个种，并在一些海域的 4000m 水深的软泥中发现常见于潮间带的种类。但总的趋势是，自 200m 开始随着深度增加腕足动物的数量逐渐减少。无铰类的舌形贝（*Lingula*）大都穴居（图 14—14，2；14—15）在潮间带和水深小于 30m 的滨海区。现代具铰类大都生活在潮间带以下比较稳定的环境中。

现代腕足动物一般生活在近 35‰正常盐度、避光、安定的环境中。少数种类能忍受不正常的盐度，其极限值最低为 17‰，最高为 45‰。它们可以生活在高能浅水区，但常呈点群式分布，多集中在海底凹坑中以及珊瑚礁的空隙中。在砂、砾、泥和岩基等各种底质环境中，现代腕足都有分布。肉茎固着生活的腕足动物喜欢岩底和有碎砾、碎壳的海底（图 14—14，1）。现代腕足动物肉茎的功能，不仅是固着作用，更重要的是调整壳体状态，起到避光、避浪和清除积土等作用。如果附着在岩壁、岩底或砾石上，常常转动壳体以达到上述目的。以前认为舌形贝的肉茎具掘穴的作用。据最近资料报道，从水下观察证明，舌形贝以肉茎为支撑，用壳挖掘出“U”形穴。推测地质记录中的一些“U”形穴，大概与舌形贝活动有关。现代腕足动物都具肉茎，有的类别具茎丝，如现代深海穿孔贝类的 *Chlidonophora chuni* 肉茎末端有线状“须根”（图 14—14，6）。三叠纪的细管似盒弓形贝 *Thecocyrtelloidea tubulosa* Yang et Xu，1966，三角板上有多排茎丝管（图 14—14，7）。另外，许多类别幼年时有肉茎，成年时则退化，或终身无肉茎。有的以腹壳自由躺卧。有的以壳刺支撑（图 14—14，4，8）；前李希霍芬贝（*Prorichthofenia*）腹壳特化成锥形以根状刺固着（图 14—14，5）；有的以基面楔入泥砂中，如三分贝、倾脊贝等（图 14—14，3）；有的以胶结物粘贴在坚硬物体上，如髑髅贝等。有些类别以各种不同方式附着在藻类等漂浮物体上营假漂浮生活。

腕足动物化石在各类沉积岩中均有发现，但许多类别的保存常与一定的岩相有关。根据二叠纪腕足类化石的研究，一般可分为：广生性，喜泥砂，喜灰质和喜礁等四类动物群，根据化石保存的共生生物和古地理条件推测，古生代的腕足类大多生活在温暖浅海、盐度

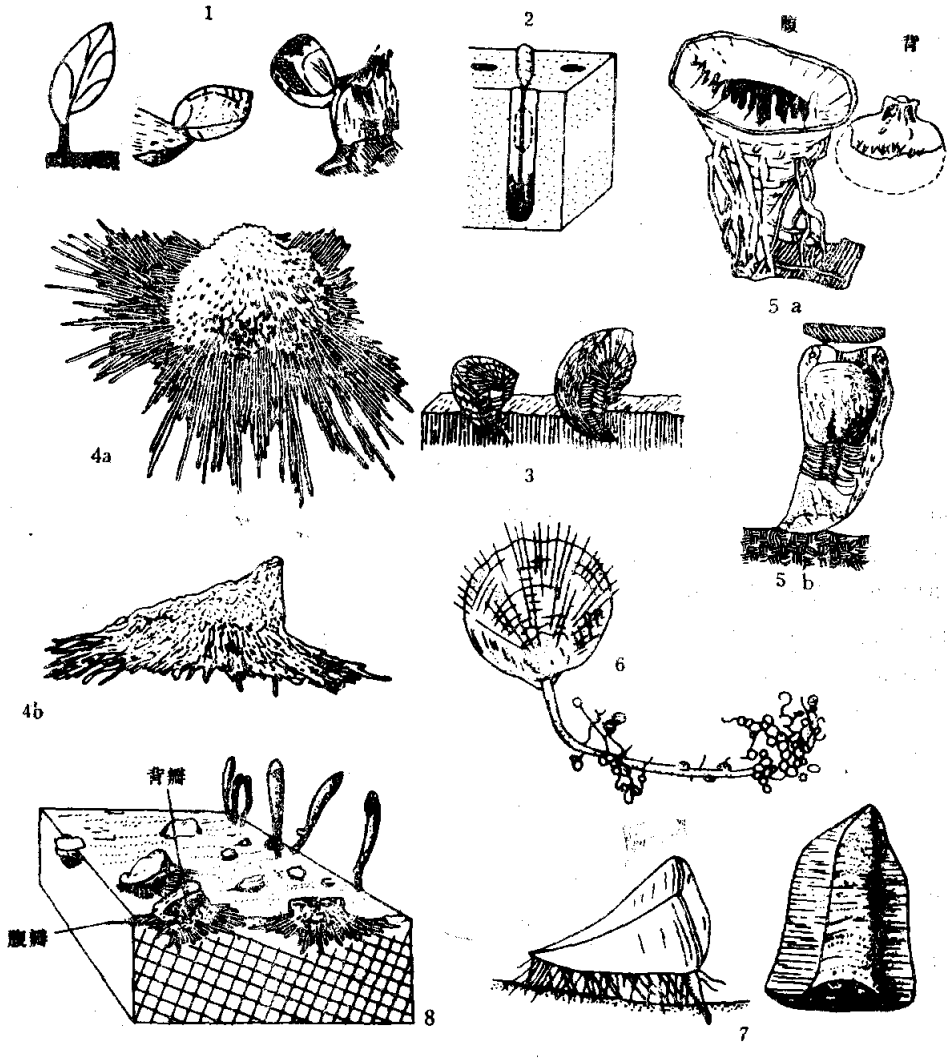


图 14—14　腕足动物的固着方式

1—现代穿孔贝类 *Terebratulina* 生活的三种状态：直立、背壳向下、腹壳向下；2—现代 *Lingula* 穴居生活；3—*Clitambonites* 喙部楔入海底的状态；4—硅化的 *Waagenoconcha* 保存的壳刺；5—*Prorichthofenia*，5 a. 用根状刺固着，5 b. 纵切面；6—现代穿孔贝类 *Chlidonophora chuni*（查尼饰腕贝）肉茎及茎丝；7—*Thecocyrtelloidea tubulosa*（细管似盒弓形贝）的丝茎管和茎丝伸出情况；8—长身贝类生活时用刺锚在底层的情况（1、2、3、5 据 Twenhofel and Shrock, 1935；4 据 Grant, 1966；6 据 Иванова, 1949；7 据杨遵仪、徐桂荣，1966；8 据 Tasch, 1980）

正常的环境；但中生代以来发现它们与某些深水生物共生。Ziegler, A. N. 等人（1968）根据对英国威尔士志留纪腕足类化石的研究，认为腕足动物群落的分布大体上代表从近岸到远岸的序列（图 14—15）。有时保存在深水黑色页岩相中，代表缺氧或还原环境，一种解释认为可能是由于假漂浮的腕足动物死后保存在还原环境中，也有人认为某些类别能够适应缺氧的环境。

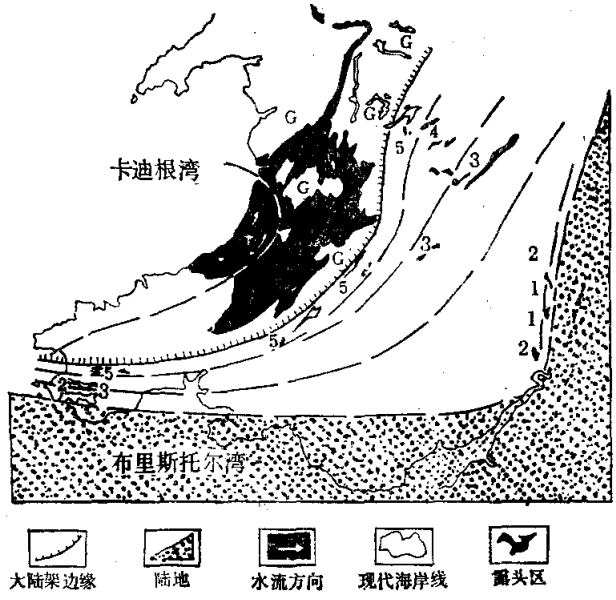


图 14—15　英国威尔士志留纪五个腕足类底栖群落的分布

(据Ziegler, 1968)

1—舌形贝群落；2—始穹贝群落；3—五房贝群落；4—斯特克兰贝群落；5—克罗林贝群落；G．笔石页岩。五个群落呈与古海岸平行的带状分布

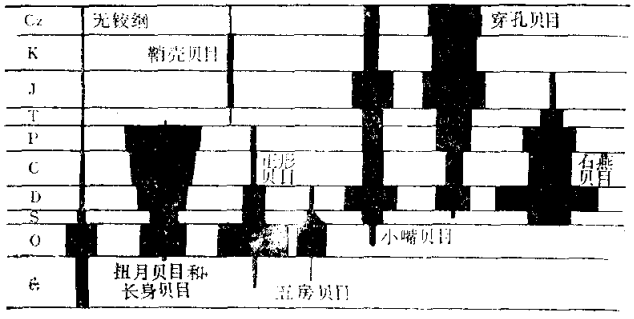


图 14—16　腕足动物门各类的地史分布

五、地史分布

早寒武世地层中腕足类化石已有广泛分布，主要是舌形贝类，乳孔贝类、尼苏贝类和正形贝类的原始代表。奥陶纪是腕足动物发展的第一个鼎盛时期，三分贝目，正形贝目和五房贝目进入发展顶峰，奥陶纪后逐渐衰落；扭月贝目代表出现并立即进入发展高峰；小嘴贝目和石燕目都有代表出现，戟贝类在晚奥陶世有少数代表。志留纪腕足化石减少，石燕目中的无洞贝类、无窗贝类和石燕贝类有较大的发展，五房贝类有一些大型的代表。到志留纪末三分贝类绝灭。泥盆纪是腕足动物第二个鼎盛时期，主要是以石燕贝目、小嘴贝目

和穿孔贝目大发展为特征，如石燕贝亚目展翼化石的种属数量很多，无洞贝亚目化石特别丰富，穿孔贝目有一些大型个体等；长身贝亚目有一些小型个体的代表，扭月贝目逐渐衰落；五房贝目在泥盆纪晚期绝灭。

石炭纪长身贝目大量繁盛，石燕贝亚目的化石仍然丰富，这两类个体最大化石在早石炭世地层中产出；无洞贝目在早石炭世绝灭。二叠纪腕足动物总的面貌与晚石炭世相似，一些特化的类型迅速发展，如牡蛎状的欧姆贝类和珊瑚状的李希霍芬贝类。有时保存有大量硅化标本，如在美国的特克萨斯州西部和新墨西哥州，我国广西等地，用酸蚀法曾获得保存完好的硅化标本。在二叠纪末，正形贝目、长身贝目和扭月贝目绝灭（后两目有少数孑遗延续到早三叠世最早期。

三叠纪地层中数量较多的腕足类化石只有石燕贝目、小嘴贝目和穿孔贝目；鞘壳贝目开始兴起，但数量很少；无窗贝目在三叠纪末绝灭。早侏罗世石燕贝目完全绝灭；中、晚侏罗世和白垩纪只有小嘴贝目和穿孔贝目，数量较多。在新生代，腕足动物面貌已接近现代，虽还有舌形贝目、乳孔贝目、鞘壳贝目和小嘴贝目，但种属数量很少，唯有穿孔贝类仍保持较多种属。

第十五章　棘皮动物门(Echinodermata)

一、概　　述

棘皮动物门包括海胆、海星、海百合、海参等，它是无脊椎动物中最高级的一门。这主要表现在中胚层细胞能分泌钙质内骨骼，此外，这类动物的卵裂方式、幼虫的左右对称和具有纤毛环等均与脊索动物个体发育相似。因此，有人认为棘皮动物的某些类别，可能是脊索动物的祖先。棘皮动物全为海生、单体，其骨板上往往具有不同形状的棘刺或突瘤，为本门动物命名由来。

（一）棘皮动物一般特征及内部主要构造

棘皮动物成年个体多为五辐射对称、身体由定数或不定数的钙质骨板组成。壳体一般为球形、梨形、心形或星形等。底栖、固着生活（具柄）或游移（图 15—1）。

棘皮动物属雌雄异体，行有性生殖，幼虫经过两侧对称的担轮幼虫阶段发育为五辐射对称的成虫。由口向外辐射出五条步带（由许多小板组成），步带之间为间步带。步带中央有一条步带沟，借沟中纤毛摆动获取水流中食物微粒。因此步带沟又称食物沟。

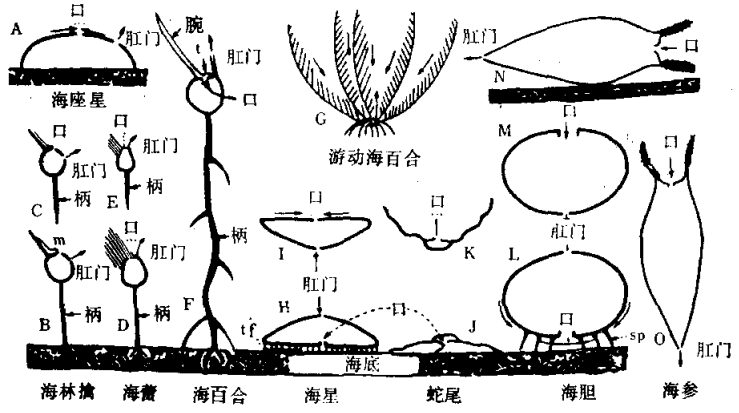


图 15—1　棘皮动物的生活方式

（据 Shrock and Twenhofel, 1953）

A—O棘皮动物各种不同生活方式（底栖、移动或浮游）；SP—刺；t—盖板；tf—管足

棘皮动物壳内含有各种内脏器官，除消化、生殖及不太发育的循环系统外，还有一独特而复杂的水管系统，用于呼吸、运动、感觉和取食等。例如海星的水管系统，分几部分组成，位于身体背面有一块具孔的筛板，由此向下有一段石管，连接围绕口的环管及储水囊，以及由环管辐射出五条辐管伸出管足（图 15—2），司运动或吸附。

（二）棘皮动物分类

以往一般依据棘皮动物生活习性，分为有柄（或有茎、固着）亚门和无柄（或无茎游

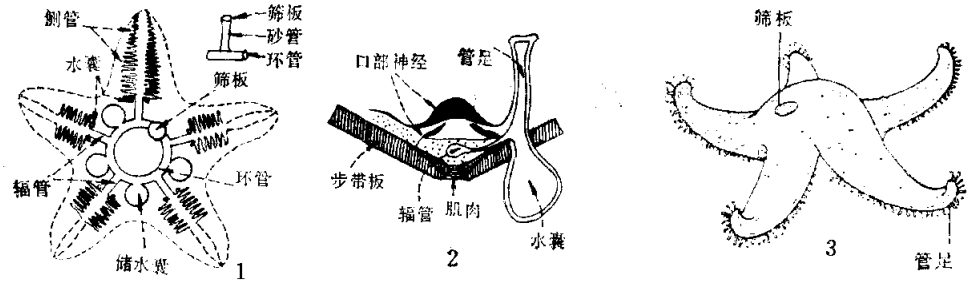


图 15—2 海星外形水管系统

(1、2—据 *Shrock and Twenhofel*, 1953, 3, 引用)

1—步带横切面；2—步带纵切面；3—外形

动）亚门，这种划分比较简便，但未全面考虑内外部构造特点及演化系列。实际上有些具柄的进化海百合类也是游移生活的，它们是从固着生活演变而来。费尔(H. B. Fell, 1963)根据棘皮动物水管系统生长梯度 (Growth gradient) 是经向生长还是辐射生长，提出新的分类方案，分为四个亚门：海胆亚门 (Echinozoa)、海扁果亚门 (Homalozoa)、海百合亚门 (Crinozoa) 和海星亚门 (Asterozoa)。纵向或经向生长的包括海胆和海参两类。辐射生长的有海百合及海星类。目前一般采用这种分类。

二、海胆亚门(Echinozoa)

(一) 概述及分纲

海胆亚门为自由移动的棘皮动物，有的营砂底埋栖，壳体多为球形、心形或长筒形，水管经向生长，口面向下。本亚门化石较多的有海胆纲、海参纲；化石稀少的有海座星纲 (Edrioasteroidea)、海旋板纲 (Helicoplacoidea)、海蛇函纲 (Ophiocistoidea)、海蒲团纲 (Camptostromatoidea)，国内尚未发现这四个纲的化石。海座星纲(寒武纪至石炭纪)身体呈球形，由口部伸出直或弯的食物沟，化石代表：*Edrioaster*(海座星)(图 15—3, 1)。海旋板纲（早寒武世）的骨板不缝合而呈叠瓦状，食物沟旋向生长，至少达两圈，化石代表：*Helicoplacus*（海旋板）(图 15—3, 2)。海蛇函纲（奥陶纪至泥盆纪)身体呈穹窿形，

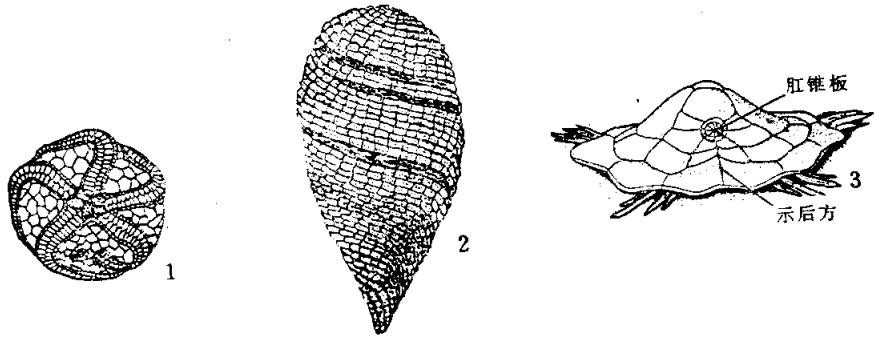


图 15—3 海座星纲、海旋板纲、海蛇函纲化石代表

1—*Edricaster bigsbyi* Billings, 顶视, ×1/2, O_2, 北美；2—*Helicoplacus gilberti* Durham et Caster, 侧视, 约×1, ϵ_1, 美国；3—*Volchovia mooilis* Gekker, 侧视, ×0.7, O_1, 前苏联

自口面伸出八对覆以骨板的步足，化石代表：*Volchovia*（海蛇函）（图 15—3,3）。

（二）海胆纲（Echinoidea）

1．壳形及构造

海胆壳体一般为球形或扁球形、心形，由钙质骨板紧密结合而成。壳体骨板多数辐射对称、少数为两侧对称。

胆壳可分冠部、口围、顶系和肛围，口位于腹方，肛孔位于背面（图15—4,1），冠部由步带及间步带各 5 条组成。每条步带可具有 2—20 排步带板，其上有孔，为水管管足通过之处。每条间步带则有 1—14 排间步带板，板上无孔。中生代（个别属除外）、新生代和现代的海胆，其步带各具二排步带板，步带板有单板和复板之分，单板即由一小板组成，复板则由两个以上小板组成。

口围圆形至多边形，位于口面中央或移至前方、口围中可具咀嚼器（5 个牙）。

肛围在顶系以内，由小板及薄片层组成。顶系由眼板及生殖板各 5 块组成，眼板较小，其上有感光小孔。5 块生殖板较大，上有生殖孔，其中一生殖板兼为筛板（图15—4,2）。

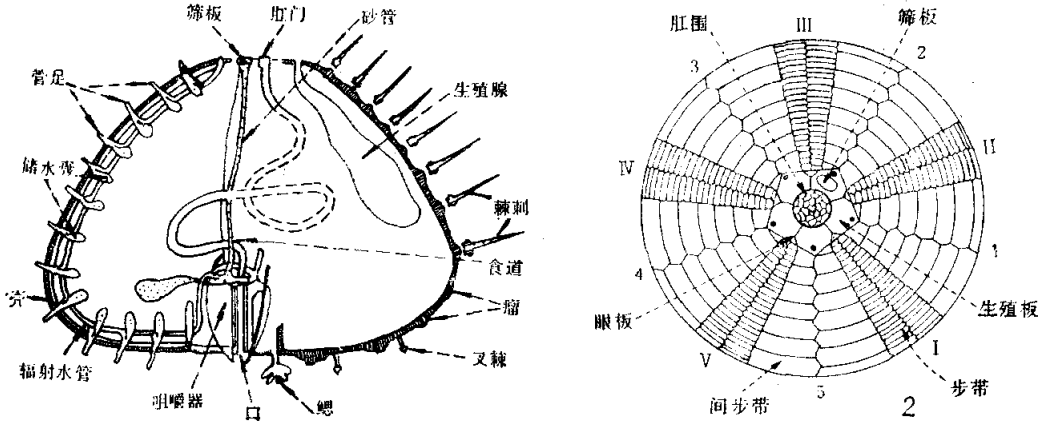


图 15—4　海胆内外部构造及顶系

（引用）

1—现代海胆 *Echinus*，口肛向切面，示内部构造；2—胆壳构造，顶面观

2．海胆纲分类及化石代表

根据壳形和对称性质把海胆纲分为规则（或正形）海胆亚纲（Reyularia）和不规则（歪形）海胆亚纲（Irregularia）。

规则海胆类　胆壳多呈球形、扁球形、步带呈辐射状排列、肛孔位于顶系之中，口位于腹面中央。化石代表 *Plegiocidaris*（镰头帕海胆）（图 15—5），步带窄，间步带甚宽，其上饰以两排大瘤。三叠纪至侏罗纪。

不规则海胆类　胆壳多呈心形或扁圆卵形，两侧对称，肛孔位于顶系之外，口孔也移至腹面前方，化石代表有 *Hemiaster*（半星海胆）（图 15—5,2），见于我国西藏珠穆朗玛峰地区晚白垩世地层中。

（三）海参纲（Holothuroidea）

海参外形呈长筒形，身体外部辐射对称不明显，但内部步带区仍为五辐射对称。背面步带区管足退化，变为圆锥状肉刺称为疣足。海参身体柔软，有许多种可供食用，如刺参、

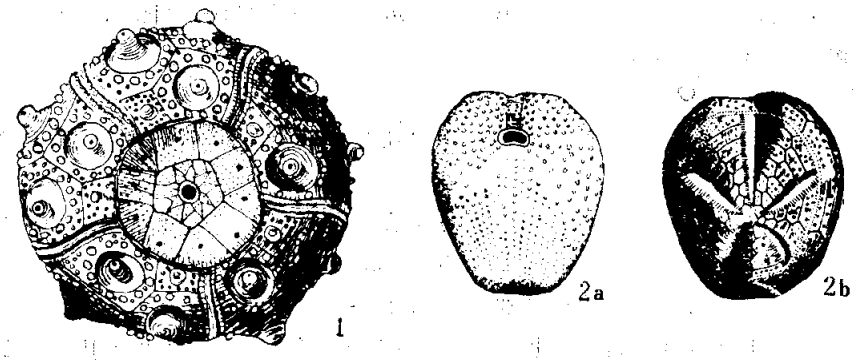


图 15—5　海胆纲化石代表

1—*Plegiocidaris Coronata* (Von Schlotheim)，顶视，×1.5，T_1，欧洲；2—*Hemiaster orbiguyanus* Desor，a.腹视，b.背视，×0.9，K_2，欧洲

梅花参等均是名产。体内有许多钙质骨片，形态多样，有锚状、钩状、车轮状等（图15—6），骨片极为细小，散在体壁之内，可保存为化石，属于微体化石之一。可靠的海参化石始于早泥盆世，其后各时代地层中均有产出。我国湖南等地区下石炭统中产有海参化石骨片。

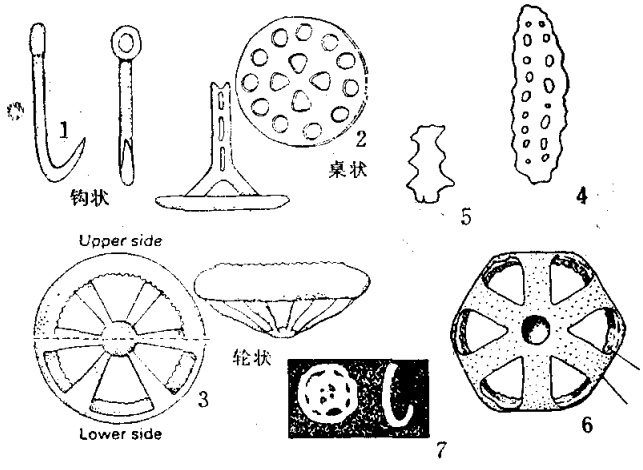


图 15—6　现代海参的骨针骨片及化石海参骨针

1—3现代海参骨针骨片常见类型（放大）（引自 Frizzell. D. L；Exline H. 1956）；4—*Calcamnella irregularis* Schcumberger，约 ×300，始新世，法国；5—*Parrispina spinosa* Frizzell Exline，高倍放大，P.美国；6—*Thallocanthus consonus*，×180，C_2—C_3，美国；7—中国的海参骨针化石，左，*Microantyx botonis*；右，*Achistrum ludwigi*，均×18，C_1，湖南邵东

三、海扁果亚门(Homalozoa)

本亚门是棘皮动物门中已绝灭的类群，形态独特，身体扁平，缺乏五辐射对称的骨骼构造。有的大致呈两侧对称，推测这类动物通常平卧海底生活。体后有一茎尾，由一列或数列骨板组成。前端具一个或 2 — 3 个步带。海扁果类生存于寒武纪至中泥盆世，美洲、欧洲、澳洲均有发现，但亚洲及我国尚未发现这类化石。

四、海百合亚门(Crinozoa)

（一）概述及分纲

海百合的身体一般可分为萼、腕、茎（柄）三部分。大多以茎固着于海底生活，少数无茎者以萼部固着，也有茎部退化或其末端膨大，形成飘浮器而营飘浮生活。萼与腕合称冠部。萼部由规则的一圈或多圈排列的骨板组成，内脏器官位于其中。萼上一定位置长出腕枝，腕上有食物沟。固着者口部向上，位于口面的中央或近中心。本亚门包括八个纲，其中海林檎纲、海百合纲、海蕾纲化石较多，具有较重要的地层意义，后面将分别介绍。其余五个纲在我国尚未发现化石，从略。

（二）海林檎纲（Cystoidea）

1．特征及壳体构造

海林檎纲是较原始的有茎棘皮动物，外形如林檎果（我国北方俗称为沙果），又因海生，故名海林檎。萼形状不一，常为卵形、球形、瓶形等，它是由许多排列不规则的多边形萼板组成，萼板少则 13，多达 200 块以上。进步属种萼板数减少。口孔位于腹面近中央，呈裂隙状或圆形和多边形，常覆以小板。从口孔伸出二条或多条简单或分叉的食物沟。腕不太发育，不分叉，有时缺如。肛孔位于口的下方，常为 5 — 7 块肛板所覆盖，形成低矮的肛锥。此外，在口孔与肛孔之间，还有水孔及生殖孔。海林檎类最突出的特征是在萼板上具有小孔，称为萼孔，其作用尚不清楚。推想萼孔可能与水管系统有关。萼孔可分四种类型（图 15—7）：1)单孔——单个出现，散乱排列；2）双孔——成对出现，同时常位于萼板上椭圆形小突起之上；3）孔菱——水孔排成菱形，在相邻两块萼板上形成菱形区，菱形对边小孔由萼板内的小直管相连通；4）栉孔菱——与孔菱相似，但水管部分露出板面，形如栉故名。

2．海林檎分类及化石代表

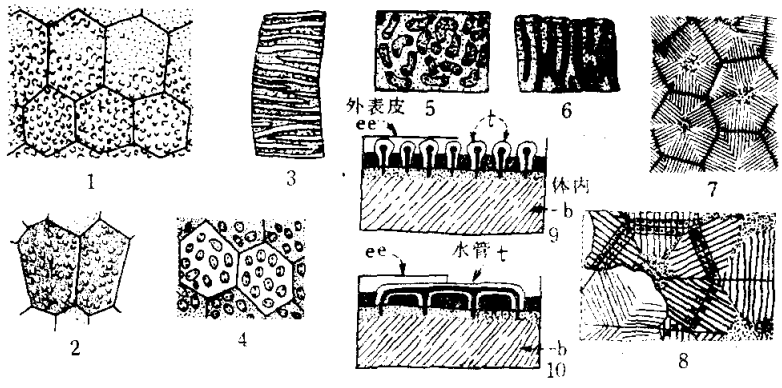


图 15—7　海林檎的萼孔类型

（据 Shrock and Twenhofel,1953）

1—萼板具单孔与双孔（连接成马蹄形）；2—萼板表面示单孔；3—萼板纵切示水管（放大）；4、5—萼板表面示双孔；6—萼板纵切示双孔向内延伸呈水管；7、8—孔菱；9—横切面孔菱水管；10—平行于最长水管的萼板横切面

根据萼孔类型，壳体对称程度，本纲可分为两目：

（1）孔菱目（Rhombifera） 萼板具孔菱。时代分布为奥陶纪至泥盆纪。化石代表—*Caryocrinites*（胡桃海林檎）（图 15—8,2）。中奥陶世至中志留世。

（2）双孔目（Diploporta） 萼板小孔为双孔或兼有单孔。化石代表 *Sinocystis*（中国海林檎）（图 15—8,1），产于滇西奥陶纪地层中。

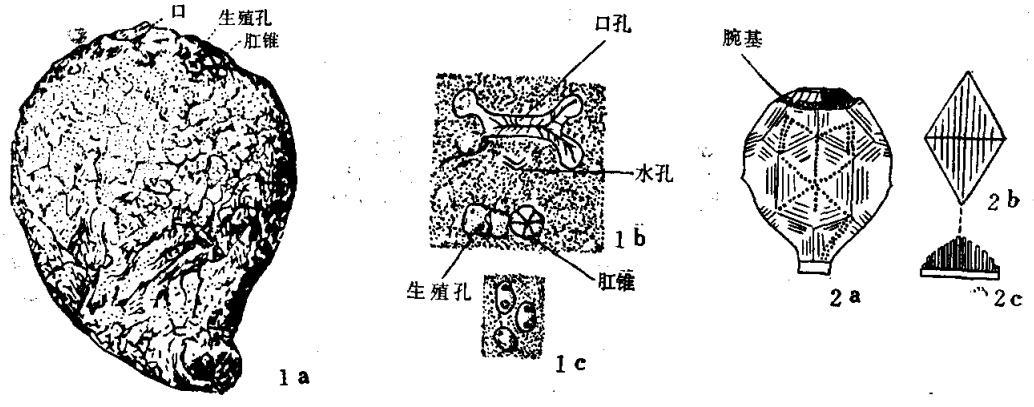


图 15—8 海林檎纲化石代表

（据 Twenhofel,1935）

1—*Sinocystis loczyi* Reed, 1a,外形侧视，×1，1b，顶部放大，示各部构造，1c,萼板，示双孔，放大，O_1，滇西；2—*Caryocrinites* sp.，2a，侧视，示孔菱，约×1，O_2

（三）海蕾纲（Blastoidea）

1．一般特征及壳体基本构造

海蕾纲的硬体一般由茎、萼、羽枝三部分组成，少数无茎，而以萼部直接固着。萼一般成梨形、五辐射对称，似花蕾状，故名海蕾。现以 *Pentremites*（五角海蕾）为例说明其基本构造。该属萼部由 13 块骨板组成，排成三圈（图 15—9,5），第一圈为三块底板，其中一块较小。第二圈为 5 块音叉状的辐板，第三圈 5 块骨板呈三棱状，故又称三棱板。五条步带是由两排剑板或称尖板及其两侧的侧板组成。羽枝附在侧板的穹形突起上。羽枝上具食物沟，食物颗粒经食物沟汇入步带上的主食物沟，最后进入口孔。

2．海蕾的地史分布及化石代表

海蕾生存于志留纪至二叠纪，主要见于泥盆纪及石炭纪。二叠纪仅有个别孑遗分子。化石代表 *Devonoblastus*（泥盆海蕾）具 5 条细窄的非花瓣状的步带（图 15—10,1），*Mesoblastus*（中海蕾）（图 15—10,2）。

（四）海百合纲（Crinoidea）

本纲是海生有柄棘皮动物的典型代表。身体结构辐射对称，似百合花，故名。海百合类在地史时期曾几度繁盛，尤以石炭纪、二叠纪最盛。

1．海百合的硬体构造

海百合硬体分冠部（萼＋腕）、茎部、根部（图15—11）。茎长短粗细不一，长者可达数米，由一系列钙质茎环连接而成。茎环呈圆形、椭圆或多边形。茎环中央穿孔，孔为圆形、方形、五角形。茎环上下有放射状或齿状纹，这是生活时肌肉纤维附着处，使茎环紧密相连（图 15—12）。茎底有时生根，形状不一，有的是锚状或爪形，用于固着海底。也

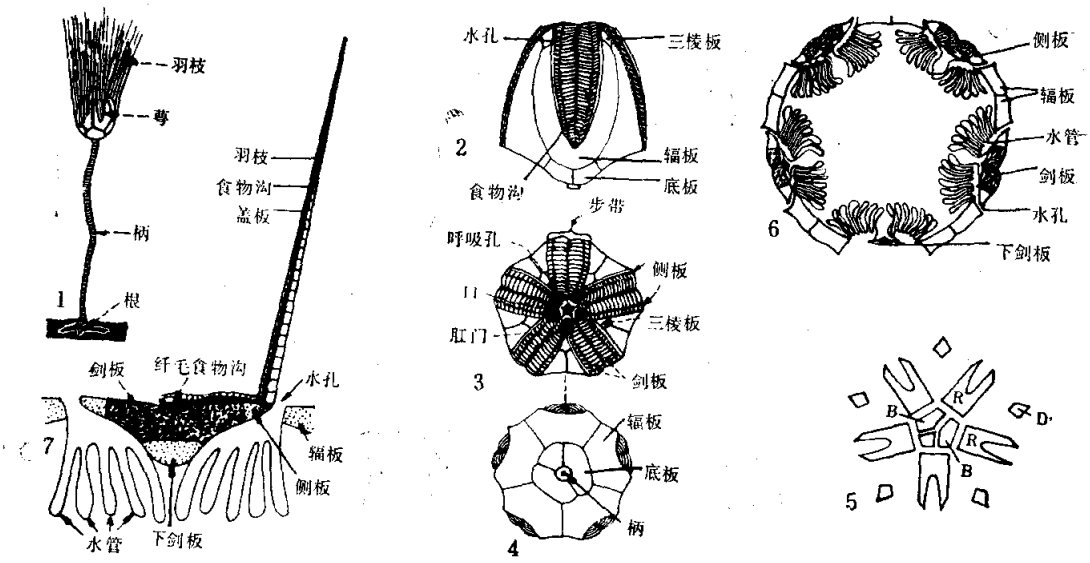


图 15—9　五角海蕾外形及结构

（据 Shrock and Twenhofel,1953）

1—外形；2—侧视；3—口视；4—底视；5—萼板展开式；6—萼部横切；7—辐板附近横切

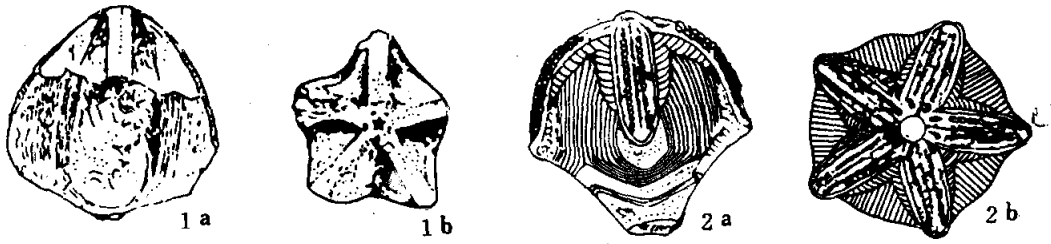


图 15—10　海蕾纲代表属

1—*Devonoblastus heitaiensis* Mu, a. 侧视，b顶视；×1.5，D. 黑龙江省密山；2—*Mesoblastus tushanensis* Chi, a. 侧视，b. 顶视，×4，C. 贵州独山

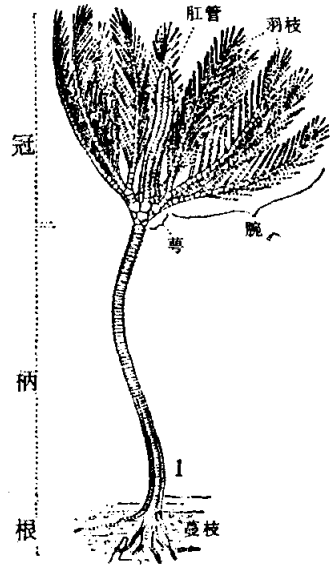


图 15—11　海百合的形态及各部构造

（据杨遵仪等，1957）

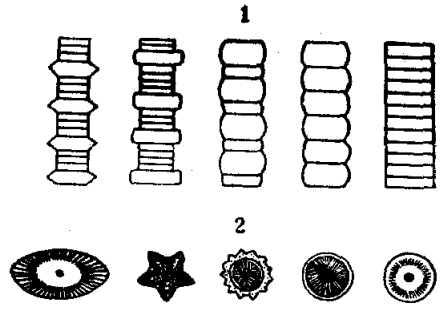


图 15—12　海百合茎部形态及茎环类型

（据 Shrock and Twenhofel,1953）

1—茎环连接形态；2—单个茎环顶视

有的变为细长柄，系束于它物。

萼是冠部的主体，由底板及辐板各 5 块组成。底板也可减为 3 块。较高级类型在底板下方增加一圈内底板（也是 5 块），这称为双环海百合；而无内底板的萼叫单环海百合(图 5—13)。

由辐板组成的一圈，有时多插入一个肛板，肛板上无腕茎，有别于其它辐板。有时肛板上具肛管（图 15—11)。

萼的口面，有的具萼盖，将口孔食物沟等覆盖于内。萼盖是由若干个小盖板组成，无萼盖的海百合，其口面裸露，或仅在食物沟上盖以小板。

腕由许多腕板组成，位于辐板上，单列或双列，有的在腕的两侧具羽枝，腕分叉或不分叉，分叉方式不一（图 15—14)。

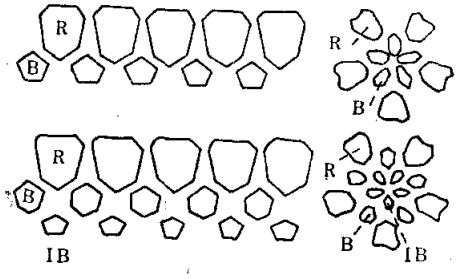


图 15—13 单环海百合（上）及双环海百合（下）萼板排列展开图
（据杨遵仪等，1957）
R—辐板；B—底板；IB—内底板

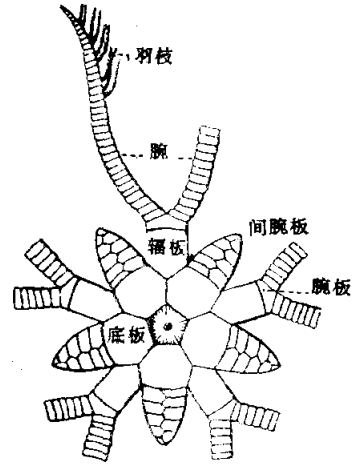


图 15—14 海百合萼部及腕展开示意图
（引自浅野清等，1973）

2．海百合纲分类及化石代表

海百合的分类主要根据萼的构造是单环式或双环式，腕的构造特征，以及茎和附属器官的特点等分为 4 个亚纲，以下简述各亚纲特征及其代表属。

（1）游离海百合亚纲（Inadunata） 萼单环或双环，口孔不外露，食物沟位于萼盖表面。早奥陶世至二叠纪，少数可延至中三叠世。代表属：具单环式萼和五个单列腕的 *Pisocrinus*（豆海百合）（图15—15,4)，具双环式萼和单列五个腕的 *Cupressocrinites*（松球海百合）（图 15—15,3)。

（2）圆顶海百合亚纲（Camerata） 萼单环或双环，口孔和食物沟均隐伏在萼盖之下，常具肛管、腕单列或双列。早奥陶世至晚二叠世。化石代表：Sinocrinus（中国海百合）（图15—15,1）具双环式萼、双列腕板。

（3）可曲海百合亚纲（Flexibibia） 萼双环、萼大体上是柔曲的，下部腕板与萼结合。腕单列，无羽枝。口孔和食物沟均外露。中奥陶世至二叠纪。国内尚未见报道。

（4）关节海百合亚纲（Articulata） 萼双环式，由 5—1 块底板组成。萼板以关节结合，故名，口孔及食物沟外露于萼盖上。腕板单至双列，其下部与辐板关节结合。不少属具茎，但多数在成年期无茎。该亚纲很可能从游离海百合亚纲高级属种演化而来。最早

出现在早三叠世，延至现代。代表属：*Encrinus*（石莲）（图 15—15，2）。我国黔、滇地区中三叠统中常见。

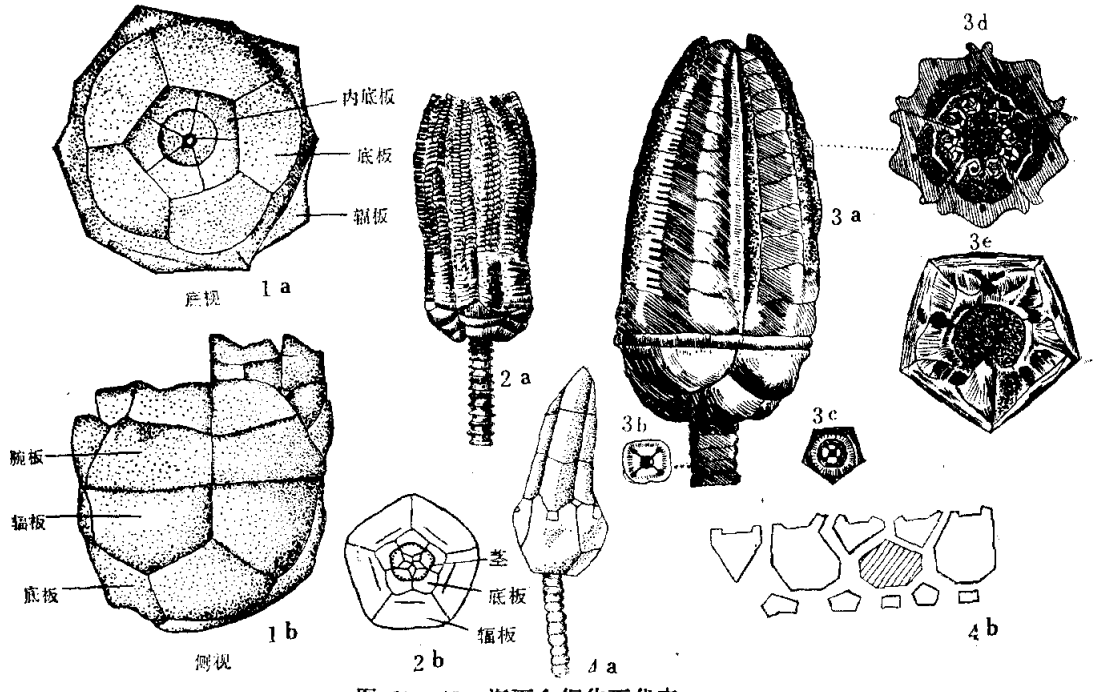


图 15—15　海百合纲化石代表

1—*Sinocrinus micragranulosus* Tien，a. 底视，b. 侧视，×1，C_3；2—*Encrinus liliiformis* Miller，a. 外形，×0.5，b. 萼底视，×1，T_3；3—*Cupressocrinites crassus* Goldf.，a. 侧视，b. 柄环正视，c. 内底板愈合，d. 萼内顶视，e. 腕部横切，均×1，D_{2t}；4—*Pisocrinus guinguelobus* a. 侧视，b. 萼部骨板展示，均×1，S

（1、3、4图引自杨遵仪等，1957；2据Zittel，1927）

3. 海百合类演化及地史分布

世界上最早的海百合 *Echmatocrinus* 属出现在加拿大西部中寒武世 Burgess 页岩中，它的形态结构原始，由不规则板形成萼部和短而单列的腕。比较进化的海百合具有规则萼板组成萼部，始现于奥陶纪。

志留纪某些圆顶海百合类，萼盖发育一种特殊的沟槽状（Slotlike）构造，能褶曲变短的腕可位于其中得以保护，推测这种海百合可能生活在高能环境。早石炭世时整个海百合类在属种分异度和丰富度均达到高峰，适于浅海环境，在世界各地广布。在晚石炭世和二叠纪，海百合类仍相当普遍，具长的肛管和腕羽枝的类型占据优势。在二叠纪末大多数海百合类绝灭，仅有极少数双环式游离海百合残留下来，关节海百合亚纲很可能从该类演化而来，它们始现于早三叠世，繁盛于侏罗纪和白垩纪，在新生代稀少，现今仍有 650 种。大多在浅水生活的关节海百合类是无茎的，而具茎的现生关节海百合类，在深水环境很普遍。

4. 海百合的生态及化石保存

现生海百合多生活在深水中，而古生代和中生代的海百合因常与浅海相的珊瑚、腕足类伴生，证实它们都是浅海生物。由此可见，海百合的生态环境从中生代以来有了巨大演变。

古生代海百合常呈堆状聚集在岩石中，但完整保存下来的较少。有时大量茎板聚集，且有定向排列，表明经过水流搬运，不是原地埋藏。海百合在礁相环境中，多是障积者(battler)，可减小海水能量对礁体的破坏。海百合常是生物礁的成员，但有些生物礁是以海百合骨板碎屑或茎块堆积作基底建造起来的。

五、海星亚门(Asterozoa)

(一) 概述及分纲

海星类身体呈五角星形或五分枝状，扁平，可借腕在海底移动，根据身体结构特点可分为海星纲与蛇尾纲。两纲时代分布均是早奥陶世至现代，化石不多。

(二) 海星纲 (Asteroidea)

身体呈星形，由中央盘及五个腕组成。中央盘和腕区界线不清。口面中央有口孔。步带沟由口伸至腕的末端。反口面中央有小的肛门，右前方有筛板（图 15—2,3)。

海星的内骨骼由钙质骨板组成，在口的周围及腕的两侧排列成若干行。

(三) 蛇尾纲 (Ophiuroidea)

身体形态与海星纲相似，但中央底盘与腕界线分明，腕细长弯曲，内脏器官位于体盘中。管足退化，无吸盘，仅司呼吸作用。体盘扁平，腕 5 条，形态多样，腹面有口和一个具孔的小筛板。体盘全被以无数骨板。腕内骨板发育，由一列脊骨和四周腕板组成(图15—17)。腕能转动自如。无明显食物沟，可与海星类相区别。

蛇尾纲化石较多，我国贵州、广东、广西、陕西等地区泥盆纪至侏罗纪海相地层中均发现过这类化石。例如贵州织金下三叠统找到过 *Ophioderma*（图 15—17)。

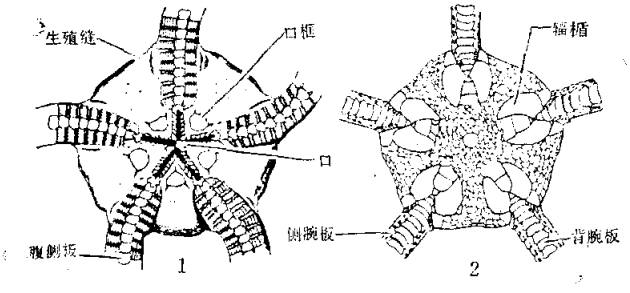


图 15—16 蛇尾类基本构造
(据 Spencer and Wright, 1966)
1—口面；2—反口面

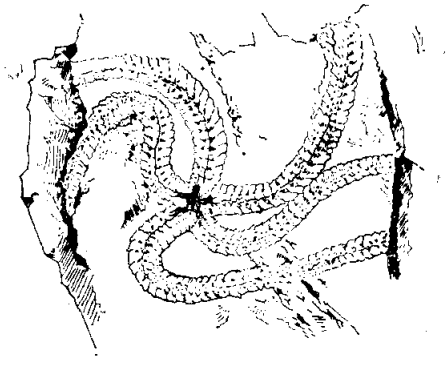


图 15—17 *Ophioderma schistovertebrata* Yang
(据杨遵仪，1960)
腹视，示星状口及弯曲腕 5 条，×1.5，T_1，贵州织金

第十六章 半索动物门(Hemichordata)及笔石纲(Graptolithina)

一、概 述

半索动物门包括两类现代海生的无脊椎动物，一类是蠕虫形的肠鳃纲（Enteropneusta）（图16—1,1）；另一类是群体的、苔藓虫状的羽鳃纲（Pterobranchia）。这两类的共同特点是，有一条在口部附近向前延伸的短盲管，称为口索。有人认为口索是最初出现的脊索，有人则认为它相当于后来出现的脑垂体前叶。

已绝灭的笔石纲的硬体特征类似于羽鳃纲。羽鳃纲的代表是群体的杆壁虫（图16—1,2），具有葡萄管和茎轴，动物居住在虫管中，管壁是由薄的硬蛋白质成半环状生长形成的。这些特点也见于笔石纲中（图16—1,3），所以许多古生物学家主张把笔石纲归入半索动物门。

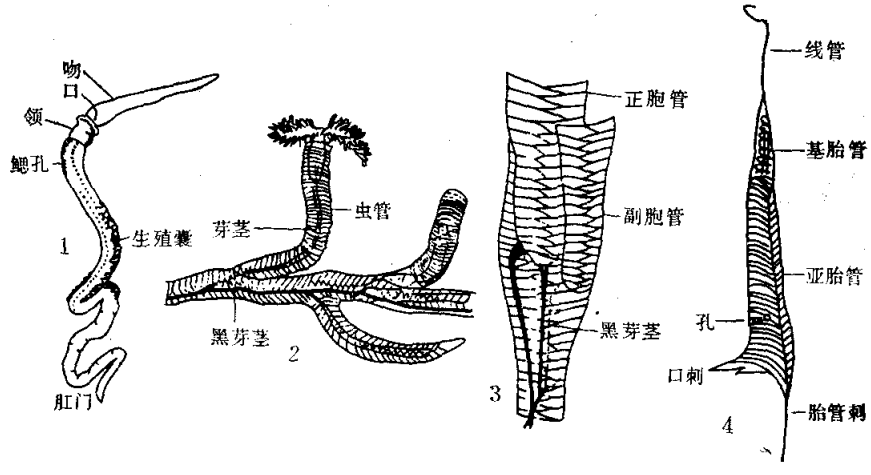


图 16—1 半索动物门三个纲的比较

1—肠鳃纲的长舌虫（*Dolichoglossus*）；2—羽鳃纲的杆壁虫（*Rhabdopleura*）；3—笔石纲的树笔石（*Dendrog raptus*）；4—笔石纲正笔石的胎管

（1.据W. B. N. Berry, 1987；2、3.据Bulman, 1970；4.据孙云铸，1957）

笔石动物为单枝或多枝状群体，个体生活在胞管中，胞管很小，往往小于1毫米；许多胞管连接在一起构成群体，群体长度从几毫米到超过一米。笔石动物出现于中寒武世，在早石炭世绝灭。化石常因升馏作用而保存为炭质薄膜，在层面上似象形文字，故称笔石。保存在灰岩中的笔石化石可用酸蚀处理。

二、笔石纲的基本构造及笔石枝的分枝

1．胎管　这是第一个个体所分泌的圆锥形外壳，是笔石体生长发育的始部。胎管可分为基胎管（又称原胎管）和亚胎管（图16—1,4），在亚胎管一侧由管壁中生出一条直的胎管刺；另一侧常因胎管口缘延伸形成口刺。胎管上的这些刺统称底刺。在基胎管尖端反口方向伸出一条纤细的线状管，称为线管（图16—1,4）。正笔石目的有轴笔石亚目，因包裹在笔石体中的线管硬化称为中轴（图16—2）。树形笔石目的胎管也由基胎管和亚胎管组成，但它的形状和特征与正笔石目的胎管不同。

2．胞管　第一个胞管由胎管侧面的一个小孔出芽生出。树形笔石目有两种类型的胞管；较大的正胞管和较小的副胞管。正胞管和副胞管是由茎系连接在一起的，而茎系是由硬化变黑的芽茎串连而成的（图16—1,3，图16—3）。芽茎出芽长出正胞管、副胞管和新的芽茎，如此相继不断形成多分枝的树形笔石类。正笔石目只有正胞管，但胞管形态多种多样（图16—4）。

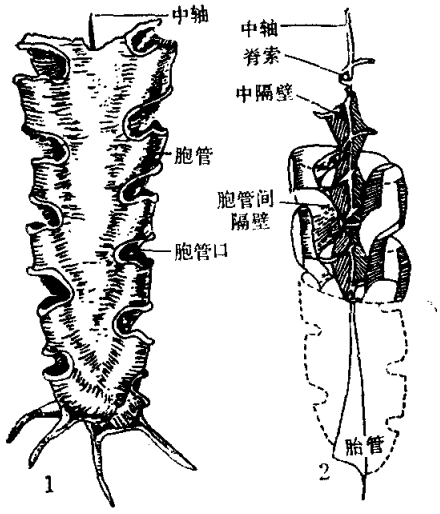


图 16—2　双列蠓合笔石类的立体复原图，示胞管和中轴构造
（据Berry，1987）

图 16—3　树形笔石目的两种胞管和茎系
（沿用）

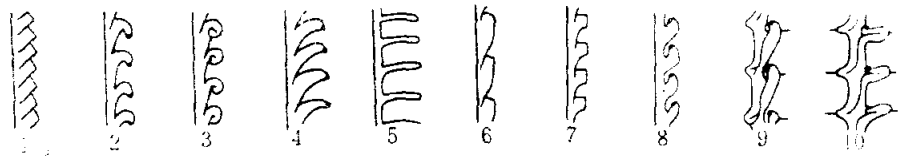


图 16—4　正笔石目胞管的不同类型
（综合）

1—均分笔石式，直管状；2—单笔石式，胞管外弯，呈钩状；3—卷笔石式，胞管向外弯曲，呈球状；4—半耙笔石式，胞管向外扩展，大部孤立，呈三角形；5—耙笔石式，呈耙形；6—纤笔石式，胞管腹缘作波状曲折；7—栅笔石式，胞管强烈内折，具方形口穴；8—叉笔石式，胞管口部向内转曲；9—瘤笔石式，形成背褶，口部内转，腹褶弱；10—中国笔石式，形成背褶及柱状腹褶

3．笔石枝　成列的胞管构成笔石枝。胞管所在的一侧为腹侧，与之相反的一侧为背侧（图16—5,1）。笔石枝靠近胎管的部分称为始部，胞管不再增长的一端称为末部。正笔石目在笔石枝的背部有连通各个胞管的共通管（沟）。每个胞管靠近共通管一边为背，另一边为腹；相邻两胞管间常有重叠，但重叠的程度各类笔石不同。

笔石枝的分枝方式可分为同生枝、后生枝和假生枝。从一个双芽胞管同时长出两个胞管，并继续生长为两个笔石枝的称同生枝。同生枝又可分为正分枝（或均分枝）和侧分枝。分出的两枝与原来枝之间的夹角相等，互相对称称正分枝（图16—5,2）；一枝沿原来枝生长方向，另一枝从侧旁生出为侧分枝（图16—5,3），因而有主枝和侧枝之区别。后生枝是在一个已形成笔石枝的胞管壁上出芽生出另一枝，其形式像侧枝，但其分枝的时间晚，这种晚期长出的分枝称为次枝（图 16—10，F 1）图 16—17,3、4）。假分枝是在一个已形成的笔石枝上，从胞管口（或胎管口）中长出另一枝，这种分枝方式只见于有轴笔石亚目，每一个分枝也都有中轴，称为幼枝（图16—14,5、6）。

正笔石目的笔石枝生长方向各有不同，以胎管尖端向上，口部向下为准，可分以下几种形式：下垂式、下斜式、下曲式、平伸式、上斜式和上曲式（图16—6）。凡下垂式、

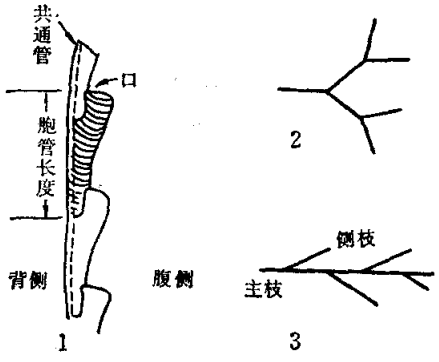


图 16—5　正笔石目笔石枝构造及分枝方式
1—胞管定向及长度；2—正分枝；3—侧分枝
2、3据何心一、徐桂荣等，1987）

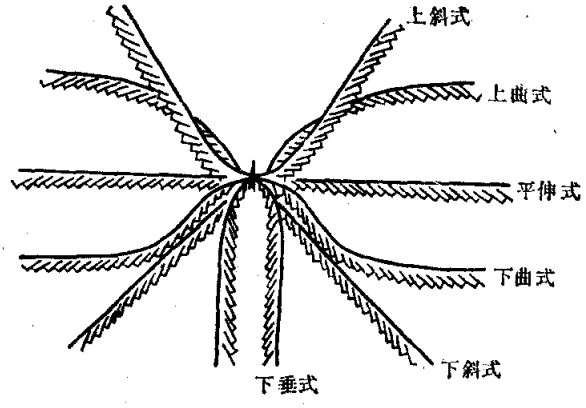


图 16—6　笔石枝生长方向的综合表示，
（沿用，修改）

下斜式和下曲式的笔石体，笔石枝彼此以腹侧相向；凡上斜式和上曲式笔石体，则以背侧相向。数列胞管沿中轴攀合，称为上攀式，上攀式两列胞管间可有中隔壁（图16—2,2）；胞管的排列可分为单列式、双列式和四列式（图16—11），个别还有三列式。

4．笔石体　由笔石枝构成笔石体。正笔石目的一个笔石体少则一枝，多则可达数十枝。树形笔石目的笔石体分枝复杂，常成树枝状、网状或羽状。

5．笔石簇　许多笔石体聚生在一个浮胞上，以中轴相连形成综合体、称为笔石簇（图16—7）。

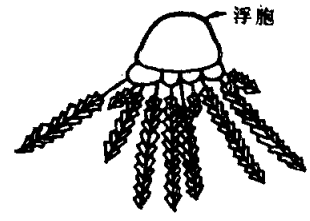


图 16—7　一个笔石簇
示许多直笔石（*Orthograptus*）
聚生在浮胞上
（据杨遵仪、郝诒纯、陈国达，1957）

三、笔石纲分类

笔石纲以下分七个目：树形笔石目（Dendroidea）、管笔石目（Tuboidea）、腔笔石目（Camaroidea）、茎笔石目（Stolonoidea）、介壳笔石目（Crustoidea）、反称笔石目（Anisograptoloidea）和正笔石目（Graptoloidea）。其中树形笔石目，反称笔石目和正笔石目化石丰富，着重叙述；其它四个目化石稀少，本书不作详细介绍。

（一）树形笔石目（Dendroidea）

笔石体树状或丛状，一般为固着生活，少数营漂浮生活。笔石枝很多，规则或不规则，枝间有时具有连接物称为横耙。两种胞管：正胞管和副胞管，由黑色硬化的茎系连接；每枝可多达几百个胞管。中寒武世至早石炭世。化石代表见图16—8。

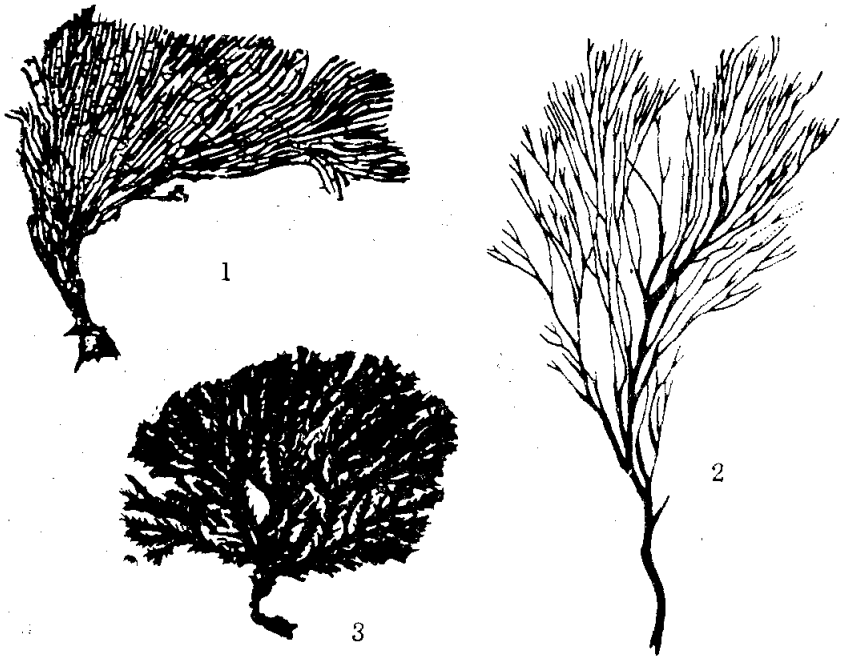


图 16—8　树形笔石目的重要代表
（沿用）

1—*Dictyonema* Hall, 1851（网格笔石），*D. crassibasale* Bassler, ×1, S；2—*Dendrograptus* Hall, 1851（树笔石），*D. fruticosus* Hall, ×1, O_1；3—*Acanthograptus* Spencer, 1878（刺笔石），*A. granti* Spencer, ×2, O_1

（二）反称笔石目（Anisograptoloidea）

浮游生活；笔石体分枝方式为正分枝，具两个至四个原始枝，分枝多达九级，有的具侧分枝；笔石枝下垂至平伸；正胞管发育、副胞管萎缩或者消失。该类笔石是介于树形笔石目与正笔石目之间的过渡类型。早奥陶世，少数见于晚奥陶世（？）。化石代表见图16—9。

（三）正笔石目（Graptoloidea）

依据中轴的有无分为三个亚目。早奥陶世至早泥盆世。

1．无轴亚目（Axonolipa）笔石体由一枝至多枝组成，下垂至上斜生长，胞管以直和

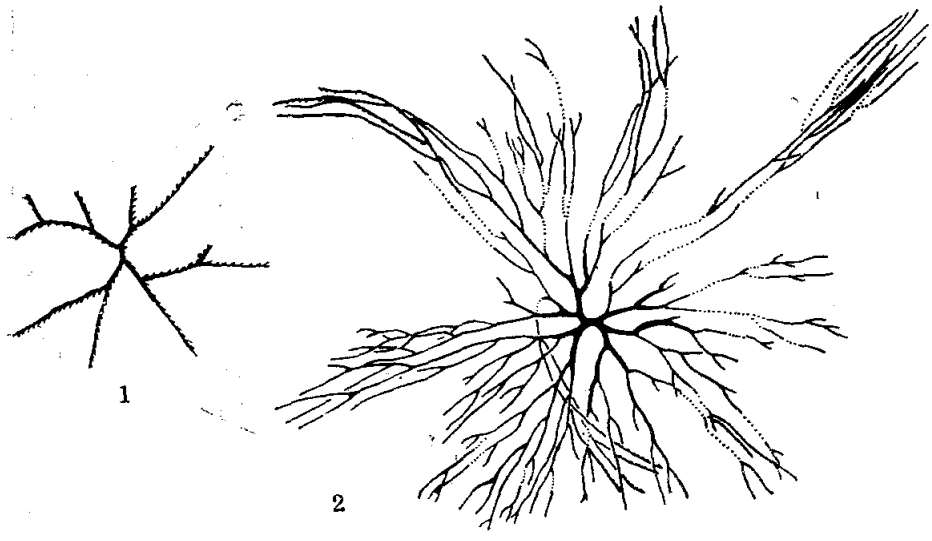


图 16—9 反称笔石目重要代表
（沿用）
1—*Anisograptus* Ruedemann, 1937（反称笔石），*A. matanensis* Ruedemann, 约×1, O_1；2—*Clonograptus* Hall et Nicholson, 1873（枝笔石），*C. flexilis* (Hall)，约2/3，O_1

内弯为主，无中轴，奥陶纪。各科的化石代表见图16—10。

2．隐轴亚目（Axonocypta）笔石体具两个或四个笔石枝，攀合；胞管形态直或微内弯。笔石枝背部相接攀合，各枝胞管都能看到为双肋式或多肋式攀合，如 *Cardiograptus* Harris et Keble, 1916（心笔石）为双肋式攀合，*Phyllograptus* Hall, 1858（叶笔石）为多肋式攀合（图16—11）。笔石枝两枝的侧面重叠，侧视只见一列胞管，称为单肋式攀合，如 *Cryptograptus* Lapworth, 1880（隐笔石），*Glossograptus* Emmons, 1855（舌笔石）（图16—11）。早—中奥陶世。

3．有轴亚目（Axonophora）笔石体上攀，双列或单列胞管，中轴发育，位于胞管背侧的共通沟中。胞管形态多样。化石代表见图 16—12，16—13。

四、笔石类的地史分布和演化趋向

最早的笔石化石发现于中寒武世地层。晚寒武世，主要是树形笔石类繁衍时期，反称笔石类也有代表。在寒武纪末期出现正笔石类的早期代表，如多枝的劳氏笔石。一般认为正笔石类是从树形笔石类经过反称笔石类过渡演化而来的。奥陶纪，正笔石类极为繁盛，其中以无轴亚目、隐轴亚目、以及有轴亚目中双列攀合的笔石类为主。志留纪无轴和隐轴笔石类已消失，双列攀合的有轴笔石类仍有代表，但主要是单列的有轴笔石类。早泥盆世末正笔石目绝灭；树形笔石目的少数分子延续到早石炭世就全部绝灭。

笔石纲各类的演化趋向可归纳如下：

（1）笔石体简化　从早奥陶世到早泥盆世各类笔石体中的笔石枝从多到少。

（2）笔石枝生长方向变化　从早奥陶世开始笔石枝的各种生长方向均已存在，但总的趋势是下垂、下斜、平伸、上斜至攀合；到中志留世双列攀合式最后消失，只存在单列

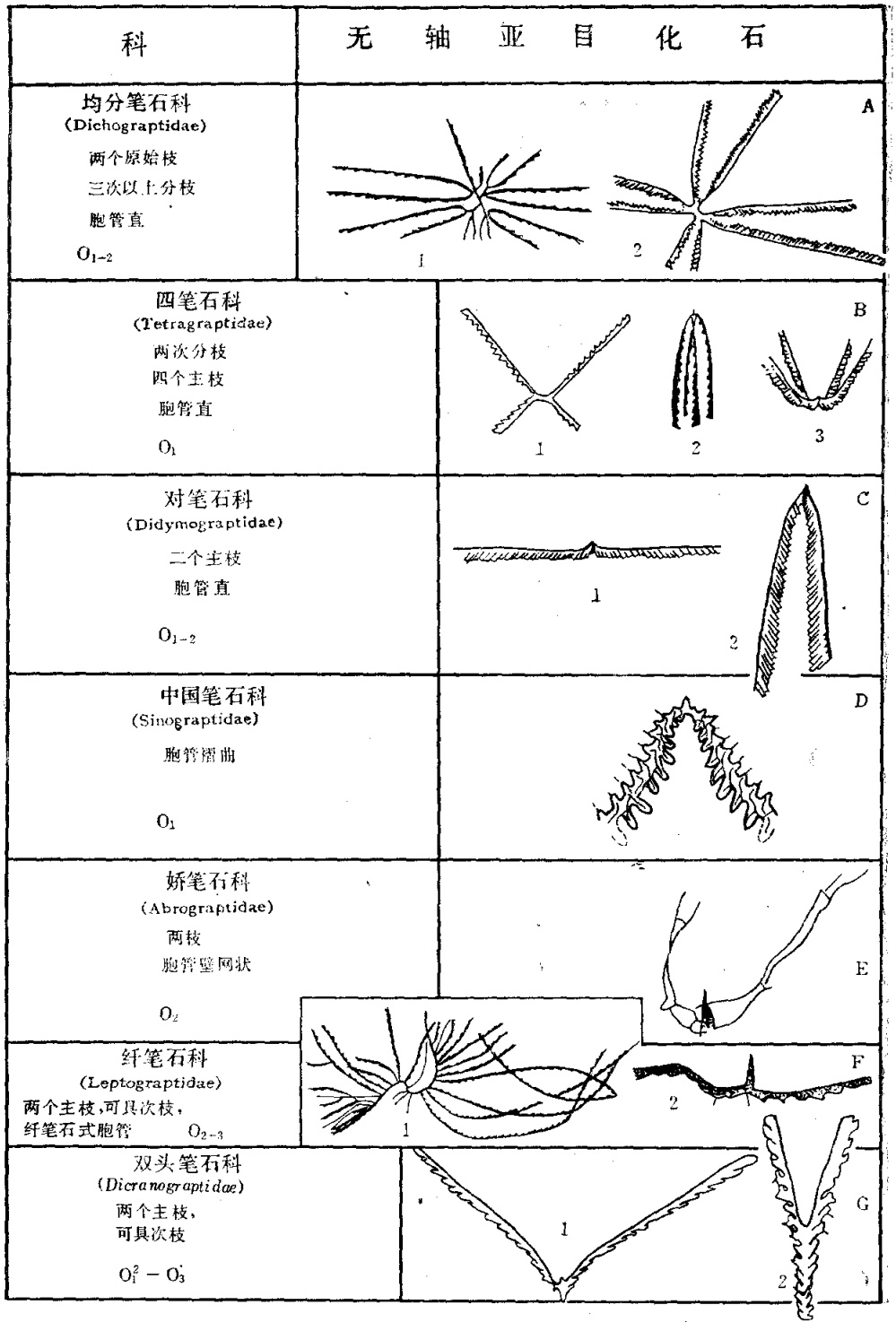


图 16—10 无轴亚目各科的化石代表

(化石据穆恩之、陈旭，1962)

A_1—*Loganograptus* Hall, 1863(劳氏笔石),约×1,O_1; A_2—*Dichograptus* Salter, 1863 (均分笔石),约×1, O_1。B—*Tetragraptus* Salter, 1863 (四笔石)，约×1，O_1; B_1—*T. quadribrachiatus* (Hall),平伸式; B_2—*T. furticosus* Hall, 下垂式; B_3—*T. serra* (Brongniart)，上斜式。C—*Didymograptus* McCoy, 1851 (对笔石),O_1; C_1—*D. hirundo* Salter, 约×1，平伸式; C_2—*D. bifidus* Hall，约×2,下垂式。D—*Sinograptus* Mu, 1957 (中国笔石)，约×4.5，O_1。E—*Abrograptus* Mu, 1958 (娇笔石)，O_2。F_1—*Nemagraptus* Emmons, 1855 (丝笔石)，约×0.5，O_2,F_2—*Leptograptus* Lapworth, 1870 (纤笔石) 约×2.5，O_3; G_1—*Dicellograptus* Hopkinson, 1871，(叉笔石)，G_2 *Dicranograptus* Hall, 1865 (双头笔石)

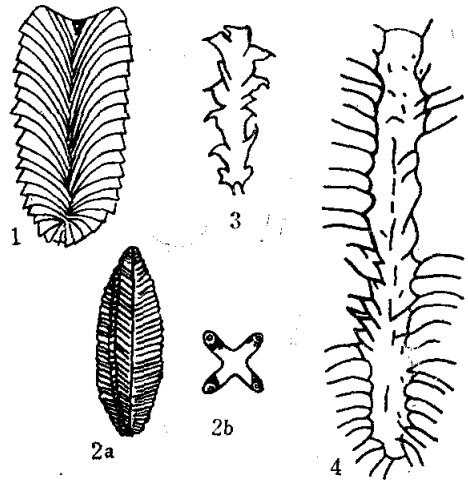


图 16—11 隐轴亚目化石代表

(沿用)

1—*Cardiograptus morsus* Harris et Keble, 约×3, O_{1}; 2—*Phyllograptus* Hall, 1858, 2a.模式图, 2b.横切面, O_{1-2}; 3—*Cryptograptus* sp., 约×2, O_{3}; 4—*Glossograptus hincksi* (Hopkinson), 约×3, O_{2}

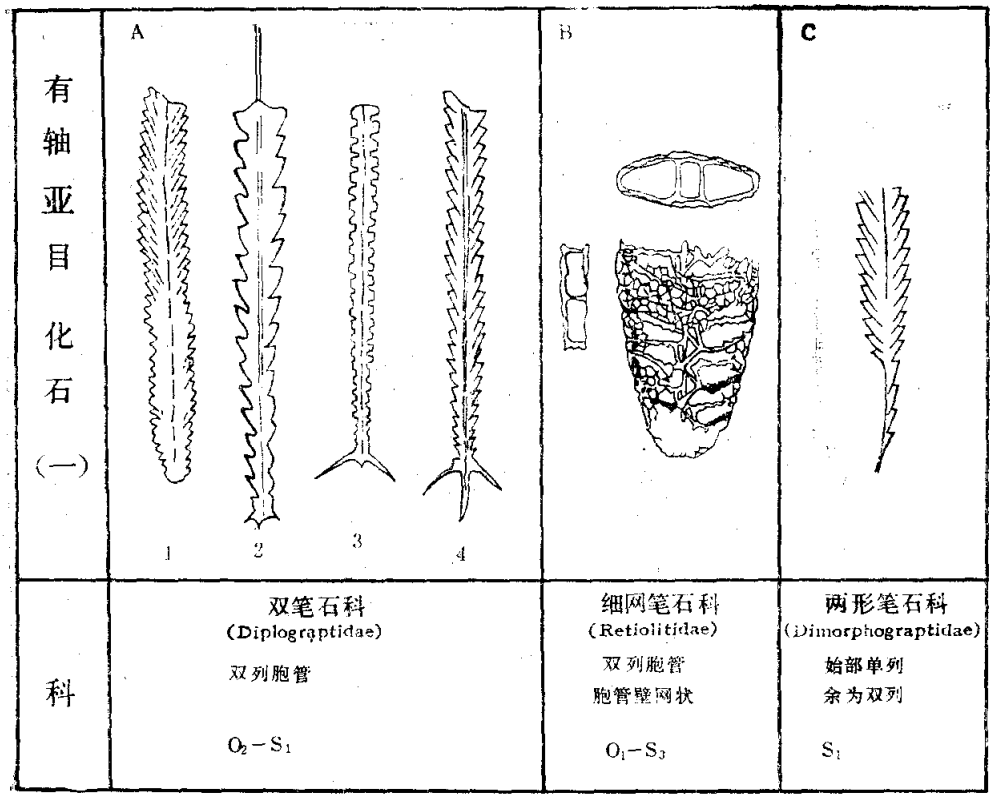


图 16—12 有轴亚目化石代表(一)

(据穆恩之、陈旭, 1962)

A_1—*Diplograptus* McCoy, 1850 (双笔石), *D. modestus Lapworth*, 约×3, O_2; A_2—*Glyptograptus* Lapworth, 1870 (雕笔石), *G. persculptus* Salter, 约×3, S_1; A_3—*Climacograptus* Hall, 1865(栅笔石), *C.* sp., 约×2, O_1—S_1; A_4—*Orthograptus* Lapworth, 1877(直笔石), *O.* sp., 约×2, O_1—S_1; B—*Retiolites* Barrande, 1850 (细网笔石), *R. geinitzanus* (Barrande), 约×10, S_1; C—*Dimorphograptus* Lapworth, 1876 (两形笔石), *D. confertus* (Nicholson) 约×3, S_1

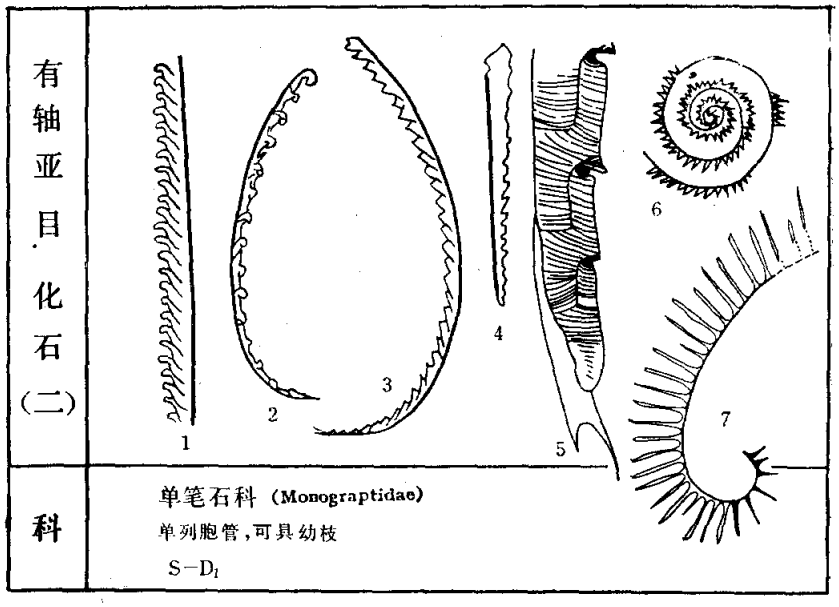


图 16—13 有轴亚目化石代表（二）

（化石据穆恩之、陈旭，1962）

1—*Monograptus* Heinitz, 1852（单笔石），*M. priodon* (Bronn)，约×1，S_1；2—*Streptograptus* Yin，1937（卷笔石），*S. nodifer* Tornquist，约×2，S_1；3—*Pristograptus* Jackel，1899（锯笔石），*P. bohemicus* (Barrande)，约×2，S_2；4、5—*Monoclimacis* Frech，1897（单栅笔石），*M. vomerinus* (Nicholson)，4约×2，5部分放大×12，S_1；6—*Demirastrites* Eisel，1912（半耙笔石），*D. convolutus* (Hisinger)，约×0.7，S_1；7—*Rastrites* Barrande，1850（耙笔石），*R. longspinus* (Perner)．×1，S_1

式。

（3）胞管形态变化　较原始的笔石类（如均分笔石科）胞管都是简单的直管状。早奥陶世中国笔石科的胞管发生褶曲；中、晚奥陶世纤笔石科、叉笔石科和双头笔石科的胞管向内弯曲，可称笔石胞管内弯期；志留纪，胞管以外弯为主，称为胞管外弯期。

（4）笔石体的复杂化　在笔石体简化的总趋势中，发生几次复杂化。第一次笔石体复杂化是发生在早奥陶世晚期，翼笔石（*Pterograptus*）的两个主枝上长出许多侧枝；第二次发生在中—晚奥陶世，中奥陶世的丝笔石（*Nemagraptus*），以及晚奥陶世棠垭笔石（*Tangyagraptus*）的两个主枝上长出次枝。第三次发生在志留纪，早志留世的反向笔石（*Diversograptus*）、中志留世的弓笔石（*Cyrtograptus*）和晚志留世的线痕笔石（*Linograptus*），在单枝的胞管口或胎管口长出幼枝（图16—14）。

五、笔石动物的生态

除了树形笔石目中大部分类别是固着生活外，其它笔石类大都是浮游生活。树形笔石目中一些类别始部有根状结构，是固着生活的证据。其它浮游生活的笔石类，具有各种浮游结构，如浮胞（图16—7）。

笔石类化石可以保存在早古生代的各种沉积岩中，但主要保存在三类岩石中，（1）黑

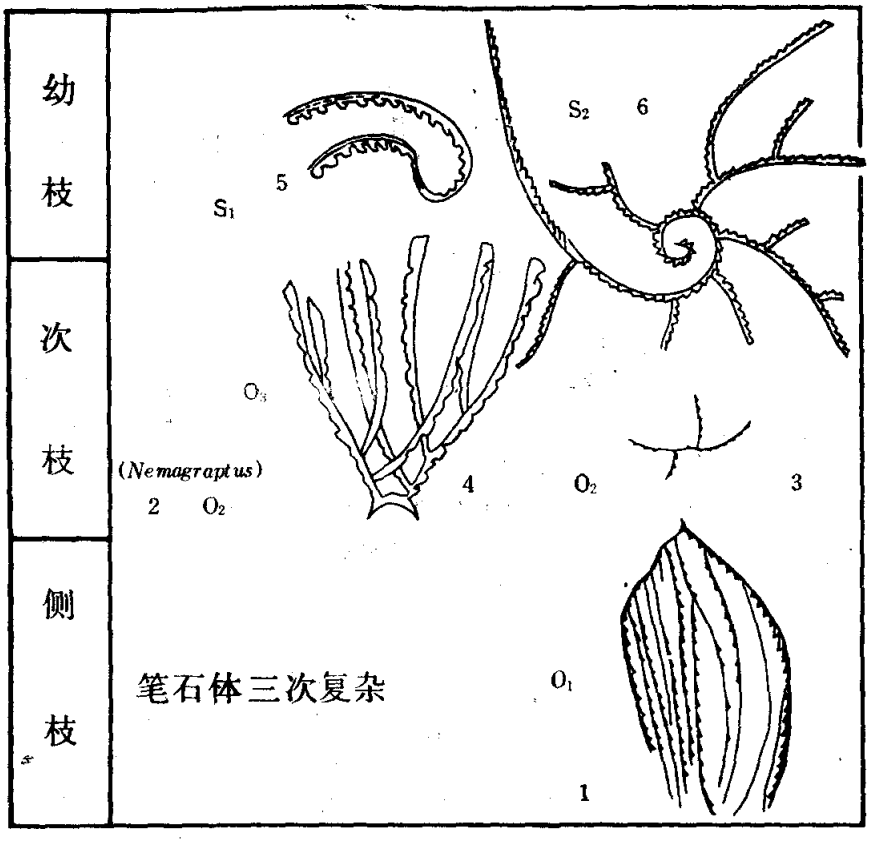


图 16—14 笔石体三次复杂化

(本书设计，化石据穆恩之、陈旭，1962，加工)

1—*Pterograptus*，两主枝，许多侧枝，约×0.5，O_1；2—丝笔石见图16—10，F_1，O_2；3—*Pleurograptus lui* Mu，约×1，O_3；4—*Tangyagraptus typicus* Mu，约×3.5，O_3；2—4为两主枝，有次枝。5—*Diversograptus lientanensis* Mu，一主枝胎管口生幼枝，约×3，S_1；6—*Cyrtograptus*，一主枝胞管口生幼枝，约×1，S_2

色页岩，往往含大量笔石，很少或完全不保存其它类别的化石，这种岩相称为笔石页岩相，并含有较多的炭质和硫质成分，常见黄铁矿化，反映一种较深水的滞流还原环境。由于笔石动物大都是浮游生活的，它们死后可以埋藏在这种环境中并保存下来。（2）黄色、黄绿色等其它页岩、泥岩、粉砂岩中，笔石类化石的含量不是很多，常与其它类别，如腕足类、三叶虫类、介形类等化石保存在一起，说明是正常海相沉积属于混合相。（3）碳酸盐岩，如石灰岩、白云岩等，也可有少量笔石化石保存，但有许多介壳化石，这一般代表正常浅海沉积，常被称为介壳灰岩相。总之，笔石动物可以生活在从滨海到陆棚边缘和陆棚斜坡等海域。

第十七章　脊索动物门(Chordata)

一、概述及分类

（一）脊索动物门的主要特征

脊索动物门是动物界中结构复杂，形态及生活方式极为多样的最高等的类群。本门主要特征：（1）身体背部具一条富弹性而不分节的脊索支持身体，低等的种类，其脊索终生保留，有的仅见于幼体，而多数高等种类只在胚胎期保留脊索，成长时即由分节的脊柱（脊椎）所取代；（2）具背神经管，位于身体消化道的背侧，脊索（或脊柱）就在它的下方；（3）具咽鳃裂，位于消化道前端的两侧，为对称排列、数目不等的裂孔与外界相通，司呼吸作用，水生的脊索动物终生保留鳃裂，而陆生的脊索动物仅见于胚胎期或幼体阶段（如蝌蚪）。脊椎动物与无脊椎动物主要特征比较见图17—1。

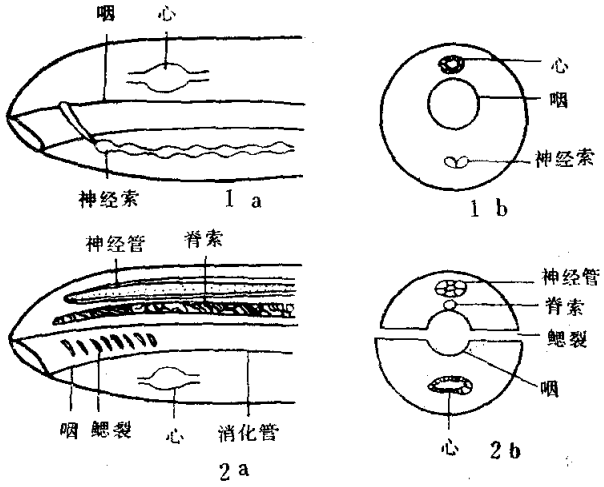


图 17—1　脊椎动物与无脊椎动物比较
（引自惠利惠）
1—无脊椎动物，2—脊索动物，a、b.示纵、横断面

此外，高等的脊索动物均具有内骨骼。如果有尾，总位于肛门的后方，构成脊索动物所特有的肛后尾。

（二）脊索动物门的分类及起源问题

脊索动物门包括三个亚门，简介如下：

1．尾索动物亚门（Subphyllum Urochordata）

尾索动物以单体或群体营固着或自由生活，其脊索只限于尾部。除少数外，多数尾脊动物成年时尾消失。身体具被囊，因此又称被囊类。常见类别有海鞘等。本亚门尚未发现确切的化石。

2．头索动物亚门（Subphyllum Cephalochordata）

小型，海生动物，脊索和神经管纵贯身体全长，脊索终生保留，咽鳃裂明显。因脊索直达身体最前端，故名头索动物。本亚门典型代表如文昌鱼（Branchiostoma）。

3．脊椎动物亚门（Subphyllum Vertebrata）

为脊索动物中最高等的一类，脊索仅在胚胎发育过程中出现，随即被脊柱（由若干单个脊椎骨组成）所取代，故名脊椎动物。本亚门各类化石代表及现生种类均繁多，本章将重点加以介绍。

关于脊索动物的起源问题，目前还未获最终解决，有人认为脊索动物起源于环节动

物，这种说法论证不足，现多被摒弃。另一些人认为脊索动物三个亚门的祖先均可能与棘皮动物海扁果亚门中海柱纲帽首目（Mitrata）有关。脊索动物的假想祖先，据一些学者的研究推测，可能是一种蠕虫状的后口动物，具有脊索动物的三个主要特征，它可能出现于古生代早期，这种动物称为原始无头类，原始无头类继续发展进化，就演变为原始有头类，即成为脊椎动物的祖先。

（三）脊椎动物亚门的特征及分类

1．脊椎动物的主要特征

脊椎动物身体有头、躯干和尾的分化故又称有头类。多数种类中，脊索只见于个体发育的早期，以后即为脊柱所代替。脊椎动物身体的躯干部具附肢（偶鳍或四肢），有少数种类附肢退化或消失。除无颌纲圆口类之外，均具备上、下颌。此外，具有完善的中枢神经系统位于身体背侧，其前端发育为脑，循环系统位于身体腹侧；具内骨骼。

2．脊椎动物亚门的分类

脊椎动物分类有不同划分方案，意见颇为分歧。为便于普通古生物学的教学，本书采用罗美尔（A. S. Romer，1966）在“古脊椎动物学”一书的分类，把脊椎动物亚门分为两个超纲，九个纲，列举如下：

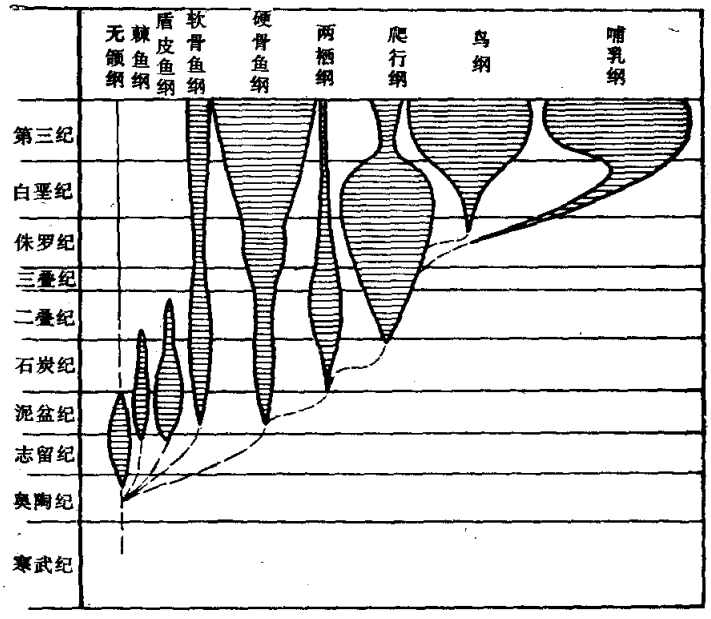
脊椎动物亚门
- 鱼形超纲（Pisces）
  - 无颌纲（Agnatha）
  - 盾皮纲（Placodermi）
  - 软骨鱼纲（Chondrichthyes）
  - 棘鱼纲（Acanthodii）
  - 硬骨鱼纲（Osteichthyes）

  （无羊膜动物）（变温）
- 四足超纲（Tetrapoda）
  - 两栖纲（Amphibia）
  - 爬行纲（Reptilia）
  - 鸟纲（Aves）
  - 哺乳纲（Mammalia）

  （有羊膜动物）（恒温）

表 17—1　脊椎动物亚门各纲的地史分布

（据 E. H. Colbert，1980）



这一分类在纲的划分上是目前多数人所同意的，只是在超纲一级的划分上存在一个较大弱点，即混淆了无颌与有颌二类大的进化阶段。各纲地史分布见表17—1。

二、鱼形动物的一般特征及无颌纲(Agnatha)

（一）一般特征及鱼体各部度量

鱼形动物包括全部水生、冷血、鳃呼吸、自由活动的脊椎动物。它们身体多呈纺锤形，不具有五趾的肢骨，而具有发育的鳍，其中背鳍、臀鳍、尾鳍，位于身体的对称面上，因不成对，统称奇鳍。胸鳍及腹鳍成对，在身体左右两侧，统称偶鳍。鳍内有骨质棘，称鳍棘。鳍在身体的部位及相互关系，鳍棘及鳍条的排列情况，对鉴定鱼类化石有重要作用。鱼体各部名称及度量见图17—2。

1．尾鳍　是鱼类重要运动器官，也是分类和鉴定的重要根据之一，可分 6 种类型(图17—3)。

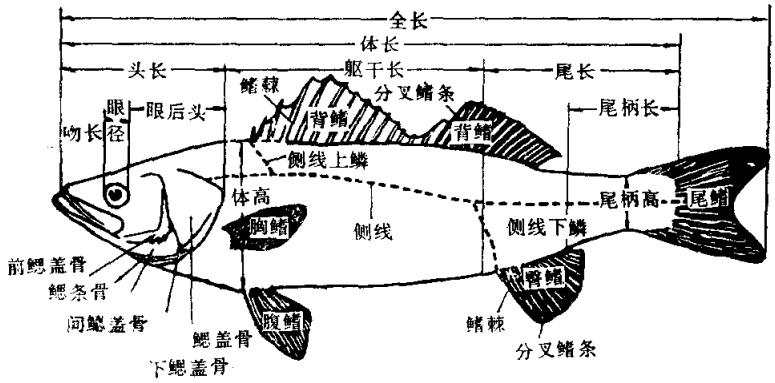


图 17—2　硬骨鱼类的各部名称及测量部位

(引自中国脊椎动物化石手册，1957)

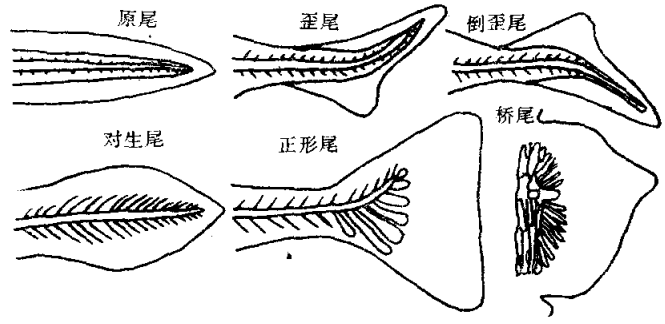


图 17—3　尾鳍类型

(转引自武汉地院古生物学教程，1980)

（1）对生尾　尾锥延伸到尾鳍的末端，鳍叶背腹对称。这是原始的类型，亦有人称此种尾型为原型尾。多见于总鳍鱼类、肺鱼类等。

（2）歪形尾　尾部脊柱延入尾鳍上叶，而且上叶比下叶长。歪形尾常见于软骨鱼类和软骨硬鳞鱼类。相反有的尾部脊柱伸入下叶，且下叶比上叶长，称为倒歪尾，常见于无

颌类及鱼龙。

（3）半歪尾　尾部脊柱只部分伸入背叶，尾部外形已接近正尾型，在全骨鱼类中常见。

（4）正形尾　尾鳍的背、腹叶几乎完全对称，尾椎末端稍向上弯，但未达尾的末端。多数真骨鱼类属此类型。

2．鳞　多数鱼类体表披鳞，有保护作用，一般可分4种：（1）盾鳞—外形似盾，基板部分埋于皮层内，尖锥状小棘突露出体外，盾鳞一般为软骨鱼所特有；（2）硬鳞—多为菱形，厚板状，表面具珐琅质层，硬鳞鱼多具这种鳞；（3）圆鳞—为骨质鳞，表面无珐琅质，可见同心状生长线纹，真骨鱼类多具圆鳞；（4）栉鳞—也是一种骨质鳞，只是鳞片表面具小棘，后缘具小锯齿（图17—4）。海生真骨鱼类有的具栉鳞。

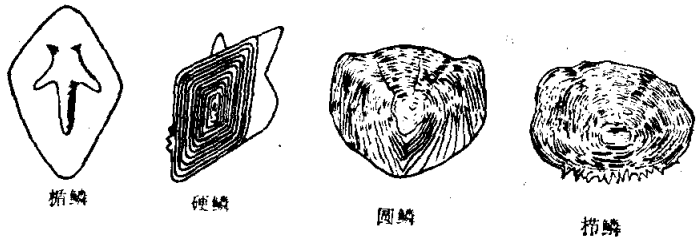


图 17—4　鱼鳞类型
（转引自武大、南大、北师大合编“普通动物学”，1978）

（二）无颌纲（Agnatha）

1．一般特征　无颌纲是脊椎动物中最原始的类别，无真正的颌，也无真正的偶鳍，体内无骨化的中轴骨骼，而脊索发达。本纲化石种类不少，现生代表如七鳃鳗，本纲化石在志留纪中晚期与早泥盆世地层中颇为常见。

2．无颌纲的分类　各家分类不一，一般可分两个亚纲。

（1）骨甲亚纲（Osteostraci）　又称头甲亚纲，其特征是头和躯干的前部为一坚硬的头甲所覆盖，可保存为化石。具单鼻孔，开口在头背面。无腹鳍，背鳍1—2个，体后披有长形鳞片，歪形尾。它们在晚志留世至早泥盆世繁盛，至晚泥盆世绝灭。化石代表头甲鱼（*Cephalaspis*）（图17—5）。

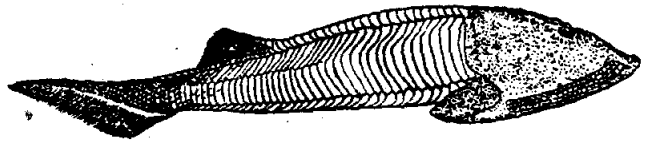


图 17—5　头甲鱼*Cephalaspis lyelli* Agassiz
约×1/2，下泥盆统，英国

（2）异甲亚纲（Heterostraci）　又名鳍甲亚纲，这是最古老而又为数不少的一类，其特征是头胸部为数块骨板所包围，躯体常被以鳞片，无中鳍与偶鳍，倒歪形尾。本亚纲最早出现于中晚寒武世，晚志留世至早泥盆世繁盛，泥盆纪末绝灭。化石代表鳍甲鱼（*Pteraspis*）（图17—6），晚志留世至早泥盆世。

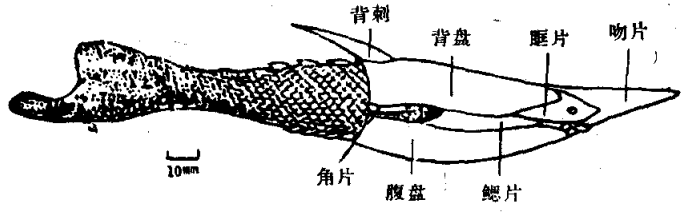


图 17—6 *Pteraspis rostrata* Agassiz复原图，侧视，下泥盆统，英国
（转引自J. A. Moy-Thomas等，1971）

三、盾皮纲(Placodermi)和棘鱼纲(Acanthodii)

（一）盾皮纲特征及化石属例

有颌，背鳍常存在，有成对的胸鳍。头部及躯干的前部被骨质甲片包裹，身体后部裸露或具鳞片，鱼体背腹扁平，具歪形尾。生活于淡水或海洋环境，类别多样。

盾皮纲始现于晚志留世，在泥盆纪达到极盛，至二叠纪后期绝灭。国内常见化石类别有胴甲目的*Bothriolepis*（沟鳞鱼），该属在中、晚泥盆世世界广布（图17—7）。节颈目

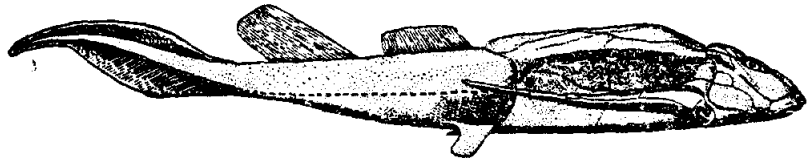


图 17—7 沟鳞鱼 *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves)复原图，×2/5，加拿大，晚泥盆世
（引用）

(Arthrodira) 有*Kueichowlepis*（贵州鱼），*Arctolepis*（窄鳞鱼）等。

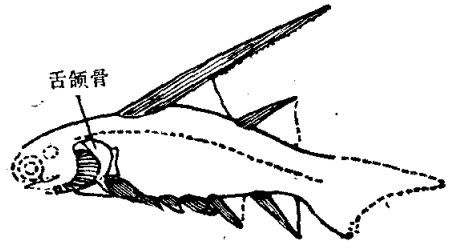


图 17—8 棘鱼*Parexus incurvus* Agassiz
复原图×0.6，早泥盆世，苏格兰

（二）棘鱼纲特征及化石代表

它们是出现最早的有颌脊椎动物，始见于志留纪早期，繁盛于志留纪晚期和泥盆纪，石炭纪和二叠纪时便逐渐衰落直至绝灭。棘鱼类因其背鳍、胸鳍、腹鳍和臀鳍的前端均有硬棘而得名。这些硬棘常保存为化石。它们形体似鲨，歪形尾，故又有棘鲨之称。但鳍条不发育，个体较小。体外披以斜方形或菱形甲片，或鳞片。内骨骼已开始骨化。本纲化石代表*Parexus*（棘鱼）(图17—8)，*Sinacanthus*（中华棘鱼）。

四、软骨鱼纲(Chondrichthyes)

（一）构造特征及地史分布

软骨鱼类内骨骼全为软骨质，除少数种类外，均为海生。肠中具螺旋瓣，无鳔。体表具盾鳞。上下颌均有牙齿。类型多样。各种鳍均发育，尾鳍多为歪形尾。本纲始现于早泥

盆世，一直延续至今，古生代的软骨鱼类以古老的种类为主。古生代末期至中生代以弓鲛类为主，中生代末至现代以高等鲨类为主。

（二）软骨鱼类化石代表

软骨鱼类因骨骼全为软骨，难以保存完整化石，常见的是它们的牙齿和鳍棘，如*Cladoselache*（裂口鲨）(图17—9，1）及*Sinohelicoprion*（中国旋齿鲨）(图17—9,2)。保存鳍棘化石者如中生代的某些*Hybodus*（弓鲛）。

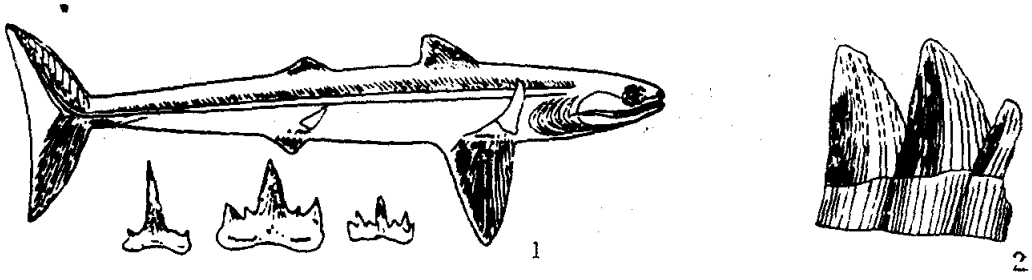


图 17—9　软骨鱼类化石代表

1—裂口鲨*Cladoselache fyleri* Newb复原图及其牙齿，×2/15，美国，晚泥盆世；2—*Sinohelicoprion changshingensis* Liu et chang的牙齿，侧视，×1，浙江长兴，上二叠统

五、硬骨鱼纲(Osteichthyes)

（一）硬骨鱼纲的特征及分类

硬骨鱼类主要特征是具硬骨，头骨、脊柱、附肢等内骨骼均骨化，具硬鳞及骨鳞，头部骨骼分化为数目很多的骨片（各有名称），鳃裂被鳃盖骨掩盖，有鳔或有肺。原始类型为歪形尾。进步类群为正形尾。

硬骨鱼类自泥盆纪出现，直到现在均极繁盛。本纲可分三个亚纲，辐鳍鱼亚纲，总鳍鱼亚纲和肺鱼亚纲。

（二）辐鳍鱼亚纲（Actinopterygii）

辐鳍鱼类具偶鳍，鳍条呈辐射状排列，眼大，无内鼻孔，背鳍一个，低等类群肠内具螺旋瓣。本亚纲化石代表：骨硬鳞类有新疆晚二叠世的*Turfania*（吐鲁番鳕）。全骨鱼类有华北、华南晚侏罗世地层中的*Sinamia*（中华弓鳍鱼）(图17—10)；真骨鱼类有华北晚侏罗世至早白垩世的*Lycoptera*（狼鳍鱼）(图17—11)。

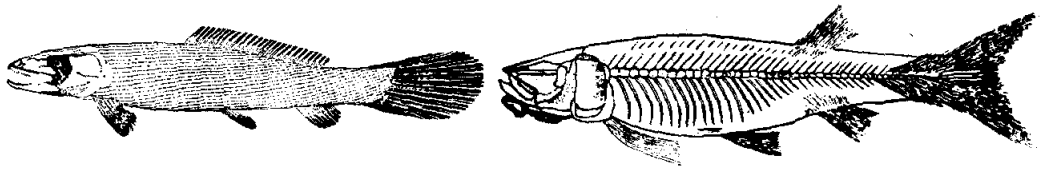


图 17—10　中华弓鳍鱼*Sinamia zdanskyi* Stensio复原图
（据刘东生等）×1/2，山东，晚侏罗世

图 17—11　*Lycoptera middendorffi* Müller
约×1，蒙古，下白垩统

（三）总鳍鱼亚纲（Crossopterygii）

总鳍鱼类具两个背鳍。胸鳍和腹鳍发达，具肉质基，其内支持骨呈叶状排列，眼孔

大，具原始两栖类的迷齿型牙齿，歪形尾或原型尾，身披整列骨鳞。总鳍鱼类出现于泥盆纪中期，中生代该类群较多，后趋于绝灭，*Latimeria*（矛尾鱼或拉蒂迈鱼）是该类唯一现生代表，过去认为这类在白垩纪后即已绝灭，但在1938年，有人在东非海岸捉到活的拉蒂迈鱼，因而称它为活化石（图17—12）。

（四）肺鱼亚纲（Dipnoi）

肺鱼类繁盛于晚泥盆世至石炭纪，现今只有少数代表，生活于非洲、澳洲和南美的赤道地区。肺鱼类内骨骼退化，硬骨不发达，终生有残存的脊索，椎体尚未形成。头骨骨片极为特殊。除鳃呼吸外，还能用鳔代肺呼吸，具有内鼻孔。偶鳍具肉质基，但支持骨为单列式。本亚纲化石代表*Ceratodus*（角齿鱼）（图17—13），化石多为齿板，中生代地层中常见。

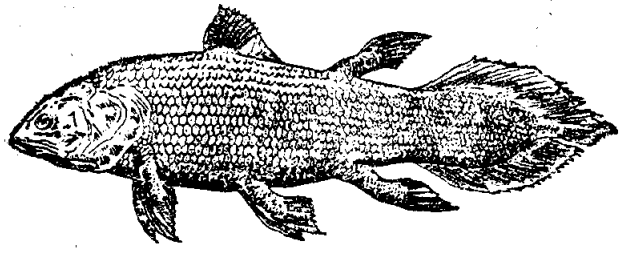


图 17—12 *Latimeria chalumnae* Smith
科摩罗群岛，现代
（据Smith, 1939）

图 17—13 *Ceratodus szechuanensis* Young
1—右上齿板；2—右下齿板；J_2，四川

六、鱼类的演化及陆生四足动物的起源问题

根据化石记录揭示或推测现代各种鱼类是由盾皮鱼（Placodermi）发展演化而来的。该类化石发现于志留纪后期地层中，繁盛于泥盆系，因具成对鼻孔、颌及偶鳍，从而增强盾皮鱼的感觉、取食和运动的能力。泥盆纪时，由于地壳运动，古地理环境发生巨变，原在淡水栖息的鱼类，有的不能适应炎热干涸的环境而逐渐绝灭，也有部分由陆地水域被迫迁居海中。盾皮鱼的一支演变出早期软骨鱼类即是淡水鱼类迁至海洋生活的代表。另一支为适应抗旱能力，体内长出一对囊状突起，起原始肺脏的作用，代替鳃的功能，因此演变为早期的硬骨鱼类。

硬骨鱼纲的肺鱼类、总鳍鱼类的扇鳍鱼类具有内鼻孔及肉质偶鳍，能在环境多变的淡水水域中生活，因此过去多认为总鳍鱼类是陆生四足动物的祖先，但近年来新的资料表明，两栖类不一定由总鳍鱼类演化而来，有人重提肺鱼类可能是有尾两栖类的祖先。总之，陆生四足动物的起源问题，还未真正解决。

七、两栖纲（Amphibia）

（一）两栖纲的主要特征

两栖纲最主要的特征在个体发育过程中幼体以鳃呼吸，无成对附肢，生活于水中，成年个体则用肺呼吸，具有四肢，但它的肺还不完备，需要靠湿润的皮肤（富于腺体），帮助

呼吸。此外，两栖类头骨多扁平，骨片数目较鱼类减少，鳃盖骨退化。具两个枕髁（少数原始种类只有一个）。

（二）两栖纲的分类及地史分布

两栖纲可分为三个亚纲，现分述之。

1．迷齿亚纲（Labyrinthodontia）

迷齿类由于其锥状牙齿横截面上具迷路构造（图17—14）而得名。又因其头骨由坚硬厚大的骨片所组成，所以又称坚头类。四肢骨粗短，而肱骨与股骨横伸，故这类动物多匍匐于地面。迷齿类繁盛于石炭纪、二叠纪，少数可延续到三叠纪。

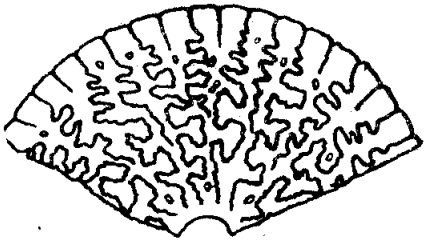


图 17—14 两栖类迷齿型牙齿横切面（部分），示珐琅质层形成的复杂迷路构造

本亚纲属于原始两栖类，发现于格陵兰晚泥盆世淡水沉积中的鱼石螈（*Ichthyostega*）（图17—15）是该类最早期代表。头骨、脊椎骨、肢骨的形态基本构造特征以及牙齿的特点均与古总鳍鱼类（Sauripterus）相似，两者头骨与肢骨构造可以比较（图17—16）。鱼石螈具五趾形四肢，无鳃盖片等显示了陆生脊椎动物的特点，因此可以认为鱼石螈为鱼类向两栖类演化的过渡类型。

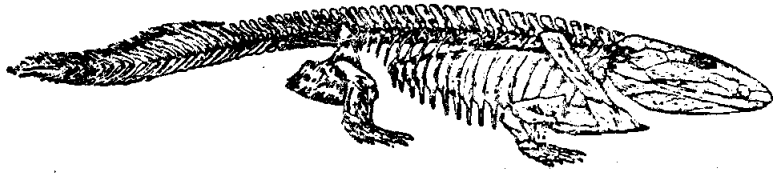


图 17—15 鱼石螈*Ichthyostega stensiöi* Säve-Söderbergh，约×1/10，格陵兰，晚泥盆世

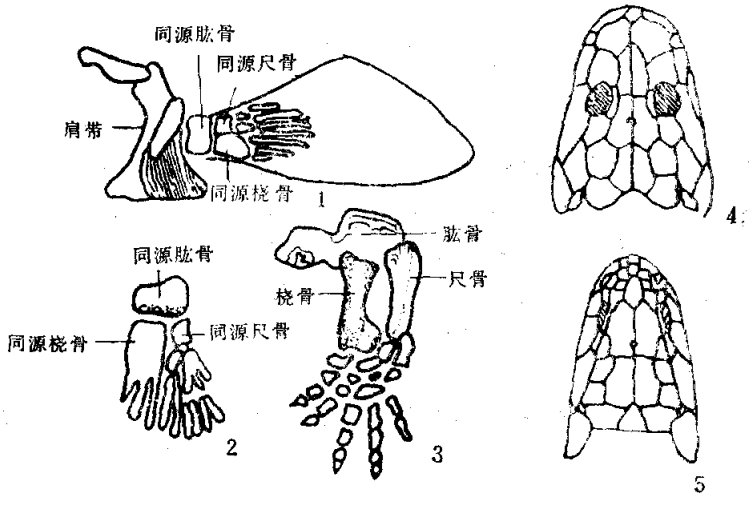


图 17—16 总鳍鱼与鱼石螈头骨与肢骨比较

1、2、4总鳍鱼的肢骨与头骨，3、5鱼石螈的肢骨与头骨（未按比例）

值得提出的是迷齿亚纲的蜥螈（*Seymouria*）（图17—17），它具有两栖类与爬行类的特点，牙迷齿型，头骨具单一枕髁等，有人认为这种两栖动物有可能演变为中生代爬行类。也有人把*Seymouria*置于爬行纲中的无孔亚纲，因它出现时代较晚（早二叠世），故可能是两栖类向爬行类进化中一绝灭的旁支。

2．壳锥亚纲（Lepospondyli）

多为一些小型的两栖类，脊椎骨由围绕脊索的围索质成分直接骨化而成。最早出现于早石炭世，至古生代末绝灭。

3．滑体亚纲（Lissamphibia）

这是体外无骨板和鳞的两栖动物，现生的两栖动物及其化石属之。代表化石如山东临朐中新世地层中的玄武蛙（*Rana basaltica*）（图17—18），其特征与现代蛙无多区别。

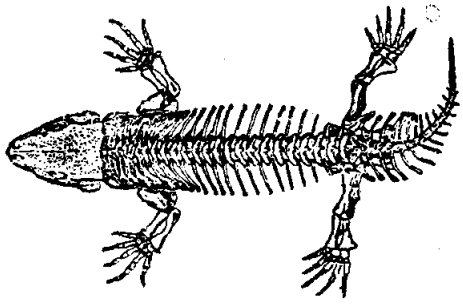


图 17—17 蜥螈*Seymouria baylorensis* Broili复原图×1/10，美国，早二叠世

图 17—18 玄武蛙*Rana basaltica* Young 约×1.4，山东，中新世

八、爬行纲（Reptilia）

（一）一般特征

爬行动物区别于两栖动物之处，表现在头骨骨片减少，具一个枕髁。牙齿大多生于颌骨边缘，多为侧生齿，有的种类为槽生齿，少数仍为端生齿（图17—19），头骨具颞颥孔。四肢强大，趾端具爪。体披角质鳞片或具骨板，骨骼全面硬骨化。

爬行类比两栖类更为进化之处，就是出现羊膜卵（图17—20），使其完全能在陆上进行繁殖，这是脊椎动物进化史上又一次重大变革。

（二）羊膜卵的形态构造和功能

爬行动物的卵不但具有石灰质的硬壳，可以预防损伤，减少卵内水分蒸发；而且在胚胎发育过程中还产生一种纤维质厚膜，称为羊膜，它包裹整个胚胎，形成羊膜囊，其中充满羊水，使胚胎悬浮在液体环境中，能防止干燥和机械损伤。卵内尿囊作用是收容胚胎的排泄物，卵黄则供给胚胎充分的养料，完成各阶段的胚胎发育。

羊膜卵的出现使四足动物征服陆地成为可能，并向各种不同的栖居地纵深分布和演变

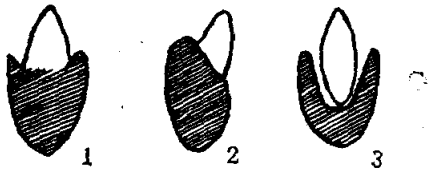


图 17—19 爬行类牙齿类型

1—端生齿（无齿根）；2—侧生齿（齿之基部及一侧附于颌骨）；3—槽生齿（齿根发达）

（转引自杨遵仪、郝诒纯主编“古生物学教程”，1980）

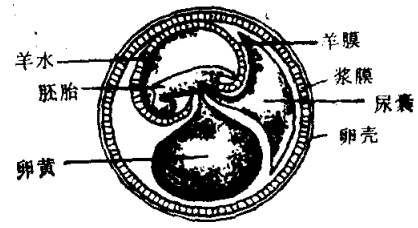


图 17—20 羊膜卵图解

（转引自谭光弼主编，古生物学简明教程，1983）

发展，这是中生代爬行类在地球上占统治地位的重要原因。

（三）爬行动物的分类及地史分布

爬行动物出现于晚石炭世早期，二叠纪逐渐增多，全盛于中生代，故中生代被称为爬行动物时代。白垩纪末，多数种类绝灭，现生爬行类仅有四个目，其中只有龟鳖类及蛇蜥类能适应环境而繁衍，种类多而广布。鳄类只有 8 属，生活于热带及亚热带大河流域及海域。

根据爬行动物头骨上颞颥孔的有无，多少及相对位置来进行分类，这种分类虽不能完全反映其自然系统但比较适用。颞颥孔即位于头骨后部（眼眶后方），用以容受和扩大颌肌，增强咀嚼能力。颞颥孔一般可分四种类型（图17—21）：无孔型——无颞颥孔；下孔型——颞颥孔一个，以后眶骨及鳞骨为颞孔之上缘；双孔型——颞孔二个，位于头顶及头侧各一，二者以后眶骨及鳞骨为界；调孔型——颞孔一个，位于头顶部以后眶骨和鳞骨构成其下界。

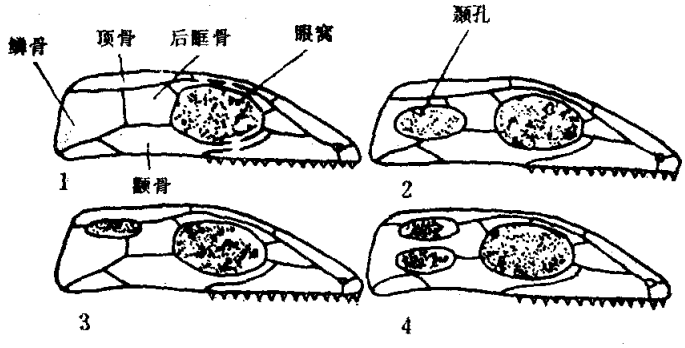


图 17—21 爬行动物头骨颞颥孔的类型

（据Romer，1966改绘）

1—无孔型；2—下孔型；3—调孔型；4—双孔型

依据颞孔类型可将爬行动物分为四亚纲：无孔亚纲、双孔亚纲、调孔亚纲、下孔亚纲，现分别简述之。

（四）无孔亚纲（或称缺弓亚纲）（Anapsida）

无颞孔。下分三个目：

1．杯龙目（Cotylosauria） 最原始的爬行类，身体匍匐状，头部骨骼很少退化。最早见于晚石炭世早期，至三叠纪末绝灭。爬行类其余各目被认为是从杯龙目进化而来。

2．龟鳖目（Chelonia）是一类很特殊而保守的动物，其主要特征是身披坚固的甲壳，

背甲由椎骨、肋骨愈合而成，腹甲由胸骨、锁骨愈合而成。但鳖类无盾板。最早的龟鳖类化石发现于德国的上三叠统。在侏罗纪龟鳖类有了很大发展。我国这类化石非常丰富，地理分布广，产于广东南雄白垩纪地层的南雄龟（*Nanhsiungchelys*）是目前已知的该类中最大的化石，背甲长近1 m。

3．中龙目（Mesosauria） 仅见于晚石炭世及早二叠世，中龙（*Mesosaurus*）为该目唯一代表属，体细长，不足1m，具长尾，牙为刺状（图17—22），仅分布于南非和南美巴西的早二叠世陆相地层中，被认为是大陆漂移学说的重要证据之一。

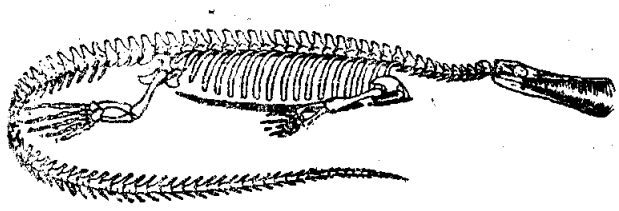


图 17—22 *Mesosaurus brasiliensis* McGregor
（巴西利亚中龙）南美，下二叠统
（据Romer，1956）。

（五）双孔亚纲（Diapsida）又译双弓亚纲

双孔亚纲是中生代最重要的爬行动物，种类繁多，现生爬行动物，除龟鳖类外，均属于本亚纲。包括两大类群：

Ⅰ．鳞龙类 是该亚纲较原始的种类，体披鳞片，共有三个目。其中有鳞目的蛇类是现生爬行动物中最繁盛的一类。

Ⅱ．初龙类 是中生代地球上占统治地位的爬行动物，包括五个目。

1．槽齿目（Thecodontia） 本目主要特征是吻细长，鼻骨长，下颌细长，槽生齿等。这类化石以*Shansisuchus*（山西鳄）为代表，产于山西中三叠统。

2．鳄目（Crocodilia） 本目在三叠纪晚期，是从槽齿目进化而来，头骨扁平，吻长，多具利齿，尾长，四肢短而粗壮。头骨上具凹坑。现存的杨子鳄是该目进化的真鳄类代表。

3．翼龙目（Pterosauria） 这是会飞行的爬行动物。翼龙类头骨各部分趋向愈合，有发达的胸骨，肢骨壁薄而髓腔大。其飞行器官为由皮肤组成的翼膜。本目最早出现于侏罗纪。我国产于新疆下白垩统的*Dzungaripterus*（准噶尔翼龙）可作为翼龙代表（图17—25，4）。

4．蜥臀目（Saurischia）及鸟臀目（Onithischia） 这两目分别起源于槽齿类。蜥臀类具三射式骨盘，鸟臀类具四射式骨盘（图17—23）。需要指出，一般通称“恐龙”（dinosaurus），目前已经不作为某一分类阶元，只作为一种俗称，而且仅限于蜥臀目和鸟臀目使用。

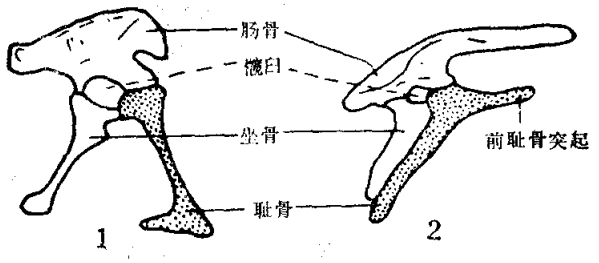


图 17—23 恐龙类两种骨盘构造
（引自Colbert，1969）
1—蜥臀目的三射式骨盘；2—鸟臀目的四射式骨盘

蜥臀目中肉食的兽脚类，以后肢支持身体和行走，前肢短，具锐爪，抓捕食物，口中具利齿。如北美晚白垩世的*Tyrannosaurus*（霸王龙）（图17—25，2）。古脚类也称原蜥脚类，是生活在三叠纪晚期的小型至中型的恐龙，身体粗壮，半四足行走，如有名的禄丰龙（*Lufengosaurus*）（图17—25，

5)，体长约4.5m，高约2.5m，头小颈长，牙锐利。

进步的蜥脚类是真正用四足行走的，其特征是身体巨大，头很小，尾长。目前已知世界上最大的恐龙，长达28m，体重达80吨以上也属于这类，如产于我国四川合川、宜宾，晚侏罗世地层中的马门溪龙（*Mamenchisaurus*）(图17—25，3)。

鸟臀目的牙齿叶状，有锯齿边缘，以植物为食。本目包括多种类型的恐龙，可分五个亚目，其中重要的有如下三个亚目：

（1）鸟脚亚目（Ornithopoda） 包括所有两足行走的鸟臀类。嘴部一般扁平，下颌角前方有单独的前齿骨，牙齿多样。本目见于晚三叠世至白垩纪，以白垩纪最盛，为素食性恐龙。化石代表有青岛龙（*Tsintaosaurus*）等（图17—24）。

图 17—24 *Tsintaosaurus spinorhinus* Young
（青岛龙复原图）
山东莱阳，上白垩统
（转引自谭光弼主编，古生物学简明教程，1983）

（2）剑龙亚目（Stegosauria） 四足行走，背部具直立的骨板或骨棒，头小而低平，牙齿微弱，后肢长，前肢短。尾部有成对的尖锐的尾刺。本亚目时限为侏罗纪至早白垩世。典型代表有剑龙（*Kentrurosaurus*）(图17—25，1)。

（3）甲龙亚目（Ankylosauria） 身披厚重骨甲，体矮粗壮，牙微细，四足行走，后肢稍长于前肢。甲龙类主要发现于白垩纪地层，我国化石不多。

（六）恐龙的绝灭问题

曾经在中生代显赫一时的恐龙，到白垩纪末全部绝灭，这个问题引起地质古生物学界广泛的注意和兴趣，虽久经讨论，仍未真正解决。一般认为在中生代晚期地球上气候变干燥，恐龙不能适应，尤其植物大量减少，威胁恐龙生存。此外，地外因素，如超新星爆炸，宇宙射线增强，陨石雨撞击地球，从而影响植物生长；或因植物产生毒素使恐龙食之慢性中毒而死亡。所有这些假说，均还缺乏有力的证据和充分的说服力。化石记录表明，恐龙绝灭决不是仅地内或地外突然带来的灾难，更不是白垩纪末恐龙同时归于绝灭。事实上，恐龙绝灭现象是在中生代后期相当长的地质历史时期内发生的，各类的恐龙绝灭时期不一，如剑龙亚目在白垩纪初绝灭，蜥脚亚目在白垩纪后期已经减少并最后趋于绝灭。地理和气候环境的巨变，引起食物链的中断和生存环境的破坏，可能是恐龙绝灭直接和主要的原因。

（七）调孔亚纲（Euryapsida），又译调弓亚纲

本亚纲几全部为海生爬行动物，其特征是头骨具大的上颞孔而无下颞孔。可分三个目，其中蜥鳍目与鱼龙目较重要。

1．蜥鳍目（Sauropterygia） 是不很特化的海生爬行动物。其中的幻龙类（Notho-

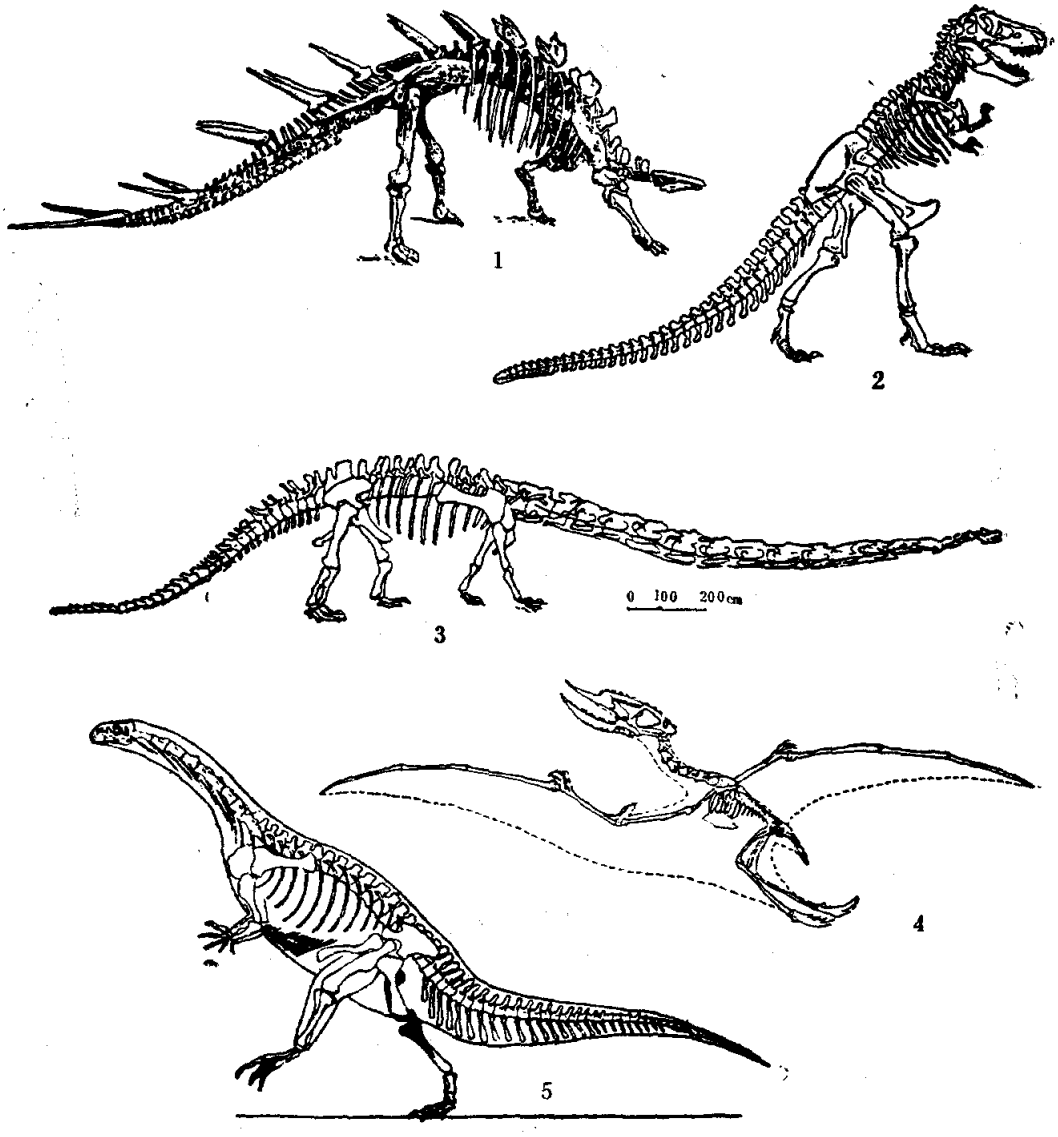


图 17—25 蜥臀目、鸟臀目及翼龙目化石代表

1—*Kentrurosaurus aethiopicus* Hennig×1/54，东非，晚侏罗世（引自武汉地院"古生物学教程"，1980）；2—*Tyrannosaurus rex* Osbom美国，上白垩统（据 Gregory）；3—*Mamenchisaurus hochuanensis* Young et chao，四川上侏罗统；4—*Dsungaripterus weii* Young，约 1/30。新疆乌尔禾，下白垩统吐谷鲁群；5—*Lufengosaurus huenei* Young，约 1/45，云南禄丰，上三叠统（下禄丰组）（3、4、5 均据杨钟健等）

sauria）为长颈具蹼足的小型至中型水生爬行动物，如产于我国三叠系的 *Kueichousaurus*（贵州龙）。此外，蛇颈龙类（Plesiosauria）体宽扁而短，颈长，是本目中更适应于海洋生活的类群。化石代表有 *Thaumatosaurus victo*（短颈蛇颈龙）长约 3.3m，（图 17—26）。我国四川侏罗系产有 *Sinopliosaurus*（中国上龙）的牙齿化石。

2．鱼龙目（Ichthyosauria） 是典型的海生爬行动物，从早三叠世出现，体形已极度特化，具流线状鱼雷状身体，背部具肉质鳍。尾椎向末端向下延伸，并具倒歪尾型尾。化石属例有我国三叠系的 *Himalayasaurus*（喜马拉雅龙）等。

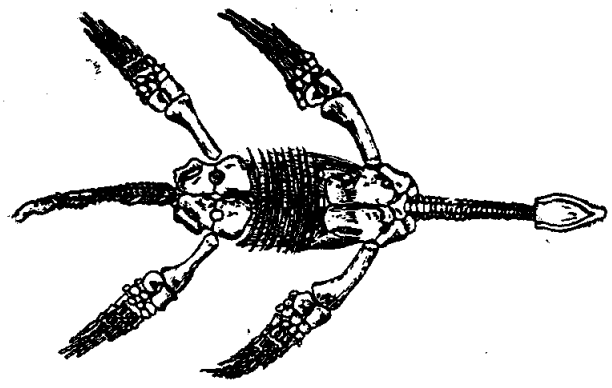


图 17—26 *Thaumatosaurus victor* (Fraas)
德国，下侏罗统，长约 3.3m

（八）下孔亚纲(Synapsida)，又译单弓亚纲

本亚纲有些种类属于向哺乳动物进行的中间类型，如牙齿的分异，肩带有前乌喙骨和乌喙骨等。始现于石炭纪，晚二叠世开始繁盛，晚三叠世由于双孔亚纲的兴起，而渐衰落。本亚纲鉴别特征是头骨上有一个颞孔，位于眶后骨和鳞骨接合处之下。可分两个目。

1．盘龙目 (Pelycosauria) 属于下孔亚纲最原始种类，分布于晚石炭和早二叠世地层中。目前化石仅见于北美。

2．兽孔目 (Therapsida) 属本亚纲进化类型，分布于晚二叠世至三叠纪地层中。颞孔十分扩大，牙齿典型分化，有门齿，犬齿和颊齿之分。身体轻巧，行动迅速，只有这一类才是真正的似哺乳爬行动物。而其中二齿兽类是身体结构独特，繁演非常成功的类群。头骨的前面及下颌变成喙状。二齿兽类很可能是食草的动物，其典型代表是 *Dicynodon*(二齿兽)（图 17—27），始现于二叠纪，三叠纪时几遍及全球。我国二齿兽类化石较丰富，主要见于新疆山西，如二叠纪的 *Turfanodon* (吐鲁番兽)，早三叠世的 *Lystrosaurus* (水龙兽)（图 17—28），三叠纪的 *Parakannemeyeria* (副肯氏兽)（图 17—29）等对地层划分

图 17—27 1. *Dicynodon rolbei* 头骨侧视；2. 头的复原图
(引自 Давиташвили,1949)

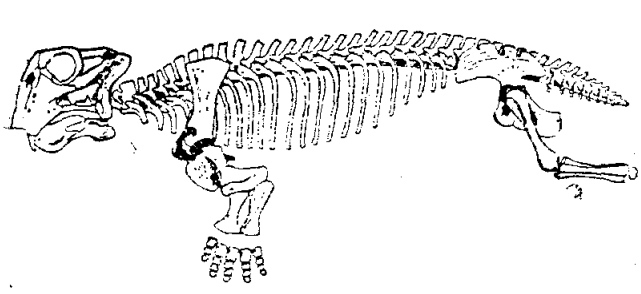


图 17—28 *Lystrosaurus* (水龙兽)
×1/12，早三叠世

图 17—29 *Parakannemyeria ningwuensis* Sun.
×1/8，山西，三叠纪

与对比具重要意义，尤其是水龙兽的发现，为大陆漂移学说提供了有力证据。

二叠纪后期，兽孔目的原始代表 *Phthinosuchus*（渐衰鳄）分两支演化，出现了异齿兽类（Anomodonts）和兽齿类（Theriodonts）。本亚纲的兽齿类是爬行动物中向哺乳动物发展的一个重要类群，它们很象哺乳类，个体小至中等，肉食性。其中三列齿兽类（*Tritylodontia*）是一些小型动物，牙齿发展成瘤状，上、下各一对大门齿，我国云南上三叠统中此类化石丰富，*Bientherium*（卞氏兽）为其著名代表。此外，在新疆、山西二叠纪、三叠纪地层中也发现不少这类化石。

九、鸟　　纲（Aves）

（一）鸟类的主要特征及其对飞行的适应

鸟类不是唯一能飞行的脊椎动物，但对飞行的适应是最成功的。它的主要特征是体表覆以羽毛，有翼，恒温和卵生，骨骼致密，轻巧，髓腔较大，许多部分骨骼愈合，胸骨发达。这些是鸟类与其它脊椎动物的根本区别。

鸟类起源于爬行动物，但其直接祖先尚未查明，有人认为它是从爬行纲双孔亚纲中的槽齿目某一类别演化而来的。由于鸟类骨骼脆弱以及飞翔生活，致使形成化石的机会很少。迄今为止，属于原始鸟类的化石报道仅有少数几例，均产于德国巴伐利亚省索伦霍芬侏罗纪石印石灰岩中。

图 17—30　*Archaeopteryx lithographica* Meyer, ×1/5
示骨架、羽毛印痕及保存原状，德国，上侏罗统
（据 Steinmann and Döderlein）

（二）分类和化石代表

根据牙齿有无，尾椎骨特征，胸骨的龙骨突有无及颌的构造，鸟纲可分为古鸟亚纲及今鸟亚纲两大类。

1．古鸟亚纲（Archaeornithes）仅有始祖鸟目一个目，*Archaeopteyx*（始祖鸟）（图 17—30），是本亚纲中唯一代表属。始祖鸟除去羽毛外，其余骨骼特点均与爬行类一致。

2．今鸟亚纲（*Neornithes*）白垩纪的鸟化石已属本亚纲，其特征与现代鸟有许多一致之处，如骨骼已进一步愈合，尾骨退缩，胸骨扩大。如北美白垩纪的*Hesperornis*（黄昏鸟）和 *Ichthyornis*（鱼鸟）。新生代的鸟类与现代鸟更为一致。一般认为鱼鸟是现代飞鸟的先驱。

我国在新疆、甘肃的白垩纪，青海的始新世地层中发现过零星的鸟骨化石，而在山东临朐山旺中新世地层中近年多次发现较完整的鸟化石，如 *Shandongornis*（山东鸟）。华北、西北等地中晚更新世黄土地层中常见到鸵鸟蛋化石。

十、哺乳纲(Mammalia)

(一) 哺乳纲的主要特征

哺乳类是脊椎动物中最高等的一类，它具有更完善的适应能力。恒温、哺乳、脑发达、胎生（除单孔类外）等是其主要特点。哺乳动物的进步性还表现在其它方面：（1）具有高度发达的神经系统和感官，能适应多变的环境条件；（2）牙齿分化，出现口腔咀嚼和消化，提高了对能量的摄取；（3）身体结构比爬行动物更为进化和坚固，一般具快速运动的能力。

(二) 哺乳纲的分类

哺乳动物的分类是以对现代哺乳类的研究为基础建立的。目前古脊椎动物学家将哺乳动物分为四个亚纲。

1．始兽亚纲（Eotheria） 包括三叠纪和侏罗纪的原始哺乳动物，并分出梁齿目或柱齿目（Docodonta）和三尖齿目（Triconodonta）。

2．原兽亚纲（Prototheria） 仅有单孔目（Monotremata）一个目，现生的卵生哺乳动物鸭嘴兽为其典型代表，化石仅限于澳洲。

3．异兽亚纲（Allotheria） 仅包括多瘤齿目（Multituberculata）的一些古老哺乳动物。

4．兽亚纲（Theria） 有30多个目（包括化石与现生类别）。

(三) 哺乳动物的骨骼

哺乳动物骨骼的骨化程度较高，成年后尚保存软骨者较少。头骨大而骨片数少，下颌骨为一块齿骨。头后枕骨一块，具二枕髁。脊椎骨分颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎。颈椎一般为7块；胸椎数变化在12—14之间，腰椎通常7—9块；荐椎互相愈合成荐骨与腰带连接，尾椎数目不定。附肢骨包括肩带、腰带，上肢（肱骨和股骨）、下肢（桡骨和尺骨，胫骨和腓骨）以及肢端的腕骨、趾骨或指骨等，参看兔的骨骼（图17—31）。

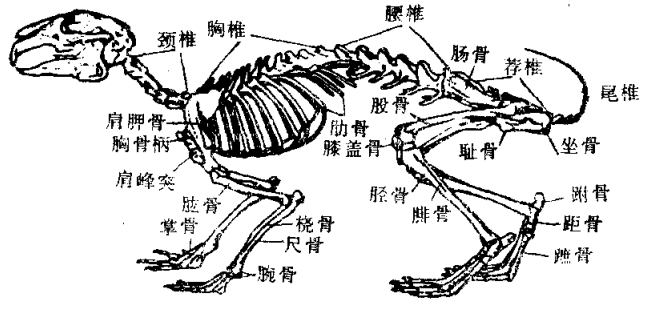


图 17—31 兔的骨骼
（引用）

(四) 哺乳动物的牙齿及类型

哺乳类的牙齿是其硬体中最坚硬的部分，易保存为化石，其组合形态随动物食性不同而多变化，因此，对分类具有极为重要的意义。不同类别牙齿的根部和冠部变化很大，凡

齿冠的高度大于齿根高度者称高冠齿，二者相等或齿冠低于齿根高度的称低冠齿。

哺乳动物的牙齿一般分化为门齿（I）、犬齿（C）、前臼齿（P）和臼齿(M)四种，通常前臼齿比臼齿小而结构简单，但有的种类前臼齿与臼齿近乎相同，这种可称为前臼齿已臼齿化。哺乳类中食肉类犬齿特化，并且下第一臼齿和上第四前臼齿形成裂齿适于切割；食植物种类犬齿退化，前臼齿则臼齿化，便于磨嚼；杂食种类如猪牙齿有特化现象。

哺乳动物的牙齿类型通常以齿式来表示，即先划一横线表示上下颌分开，动物的各种牙齿及数目从门齿到臼齿，由前到后依次列出，其公式为：

$$\frac{I.C.P.M}{I.C.P.M}\times 2=\text{该动物牙齿总数}$$

如猪的齿式为$\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}\times 2=44$。前臼齿和臼齿合称颊齿，根据其形态和食性关系大致可分三种类型：（1）切尖型—食肉动物；（2）脊齿型—食草动物，脊齿型中可分出新月形齿如牛、羊、鹿等具有之；（3）瘤齿型—杂食动物（图 17—32）。

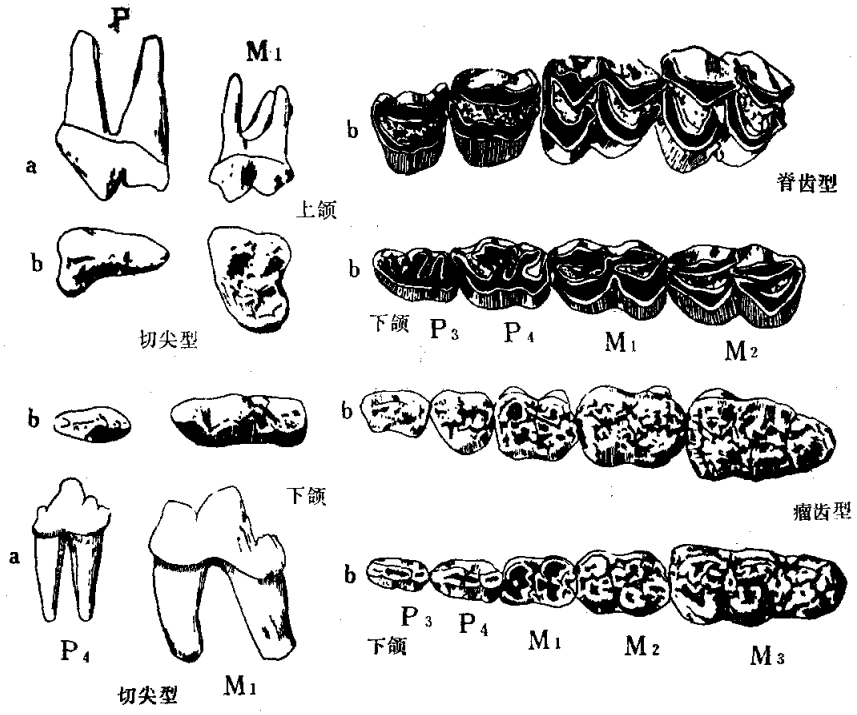


图 17—32 哺乳动物颊齿的主要类型
（据 Schmid, 1972）

（五）哺乳纲兽亚纲（Theria）重要类别及化石代表

本亚纲可分三个次亚纲，其中祖兽次亚纲（Patriotheria）、后兽次亚纲(Metatheria)属于较低等的无胎盘类，牙齿齿尖结构较简单。

另外，真兽次亚纲（Eutheria）属于有胎盘类，幼仔在母体中达到成熟阶段才出生。其硬体特征是脑颅扩大，牙齿数目较少，原始有胎盘类的齿式为 3.1.4.3，但齿的冠面分异显著。真兽次亚纲可分 30 个目，现摘其重要者加以介绍。

1．食虫目（Iusectirora） 本目可能是有胎盘类其它各目的祖先。该目均为一些个体较小的动物，臼齿三尖式。侏罗纪开始出现，直至现代。现生代表如刺猬、鼹鼠等。我国辽宁侏罗纪地层中发现的远藤兽（Endotherium）为食虫目最早期代表。

2．灵长目（Primates） 是哺乳动物中智慧最高等的一类。灵长类脑颅很大，眼睛大而前视，前肢得到进一步发展。本目包括三大类群，较原始的一类称原猴类，另两大类群为较高等的猴类和猿类。猴类可分为阔鼻猴亚目(Platyrrhini)和窄鼻猴亚目(Catarrhini)。前者主要特征是两鼻孔间隔厚，鼻孔相隔甚远，拇指与其它指不能对握，尾长，化石极少，现仅生活于新大陆。狭鼻猴类因鼻隔甚狭，鼻孔相接近而得名。另外其拇指可与其它指对握，尾短或无，生活于旧大陆的猴类及猿类。

猿类包括人类化石，目前发现的数量并不多，但关系到人类的进化和起源问题，因而受到人们极大重视。森林石猿（*Dryopithecus*）化石较为常见。腊玛猿（*Ramapithecus*）是与森林古猿相当接近的进步猿类，生活于距今 1400 万年到 1000 万年前，我国云南禄丰上新统产有这种化石。巨猿（*Gigantopithecus*）是发现于华南的巨大猿类化石，它是人类进化过程中的一个旁支，现已绝灭。除中国外，在印巴次大陆也有发现；生活于距今 900 万—50 万年。

直立人（*Homo erectus*），即俗称的猿人，以爪哇猿人 *Pithecanthropus erectus* 为代表（图 17—33,1），他们已能直立行走，生活于 300 到 30 万年前，能制造工具并能用火。过去各地发现的众多猿人化石，常冠以不同属名，如我国云南的元谋人、陕西蓝田人，现今专家们多认为他们最多是直立人的不同亚种而已。北京猿人（*Sinanthropus pekinensis*）（图 17—33,2）也属于直立人的一种，面部相对较短而明显前凸，鼻骨甚宽，眉脊非常粗壮而向前突出，且左右连接。

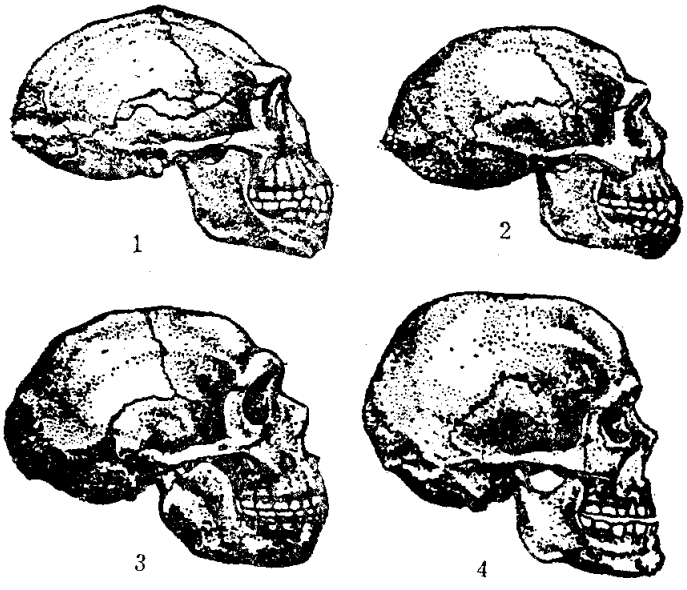


图 17—33 人类头骨化石

（引自 Romer, 1966）

1—*"Pithecanthropus" erectus*；2—*"Sinanthropus" pekinensis*；3—*Homo sapiens neanderthalensis*；4—*Homo sapiens sapiens*（克罗马侬人）

根据目前的研究结论，人类进化大致经过如下阶段：*Dryopithecus*(森林古猿)—*Ramapithecus*（腊玛古猿)—*Australopithecus*（南猿)—*Homo*（人)。

古人（*Homo sapiens neanderthalensis*）亦称尼安德特人(图 17—33,3)，简称尼人，我国称早期智人，生活于距今 20 万年左右至 5 万年前，其脑量已达现代人水平，制作石器技术已大大提高。尼人最早是在 1856 年在德国的尼安德特河谷中发现的。我国已发现的古人有广东马坝人，湖北长阳人，山西丁村人。

新人（*Homo sapiens sapiens*)—亦称克鲁马努人或晚期智人（图 17—33,4)，生活于距今 5 万年前至现代。形态人已非常象现代人，身材高大，颅骨高度增大，额部隆起，脑量在 1200 ml 以上。他们制作工具属于旧石器时代的，有打制精细的旧石器，并有骨器和角器等如我国周口店山顶洞人等。大约 1 万年前出现磨制的新石器，在距今 6000 年前后逐渐出现了陶器，此后即进入人类的有史时期。

3．啮齿目（Rodentia） 最突出的特征是头骨长而低，有一对凿形的门齿，无齿根，其齿终生不断生长。如大家熟知的鼠类。啮齿类都是些小动物，在现代哺乳动物中是种类和数量均很多的类群。啮齿类化石对第三纪、第四纪陆相地层的划分对比有一定的价值。

4．食肉目（Carnivora） 牙齿特化适于食肉。门齿、犬齿均很强大，用于猎取捕杀其它动物。本目从晚始新世和早渐新世开始繁盛，经过新生代后期，发展出许多分支。我国常见的食肉目化石代表有鬣狗（*Hyaena*)(图 17—34)，上新世至更新世。大熊猫(*Ailuropoda*)（图 17—35)，更新世至全新世，以及剑齿虎（*Machairodus*）等。

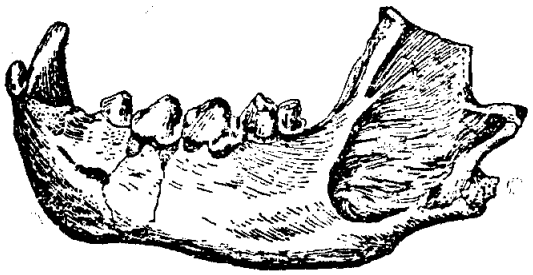


图 17—34 *Hyaena sinensis* 左下颌骨外视，约×1/3，北京周口店，中更新统
（据裴文中，1934）

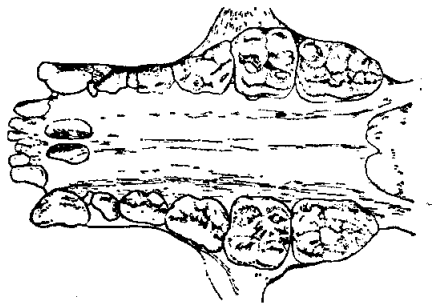


图 17—35 *Ailuropoda melanoleuca* 头骨腭视，约1/3华南，中更新世
（据王将克）

5．奇蹄目（Perissodastyla） 是早第三纪最常见的和在种类数量上均较多的哺乳动物之一，现今已日趋减少。奇蹄类的共同特征是它的趾数常为奇数（5.3.1)，而且脚的中轴通过中趾。牙齿为脊型或脊瘤型。本目包括现代的马、犀、貘类以及化石祖先类型，还包括一些绝灭了雷兽类等，后者是第三纪的巨大哺乳动物，当时极为繁盛。奇蹄目中以马类的进化研究较详，一直为地质古生物学家所重视。对北美马类化石的研究，清楚地揭示了马的谱系演化是从 *Hyracotherium* Owen（=*Eohippus* Marsh)（始马)、经 *Mesohippus*（间马)、*Miohippus*（中新马)、*Merychipus*（草原古马)、*Pliohippus*（上新马）到 *Equus*（真马)(图 17—36)。始马体小如狐，低冠齿，前肢四趾，后肢三趾，生活于森林中，以树叶为食。间马体大如羊，前后肢均为三趾，但中趾增大，生活环境向草原过渡。中新马、草原古马，个体增大，如小驴，侧趾更退化，颊齿变为高冠齿。上新马个体增大

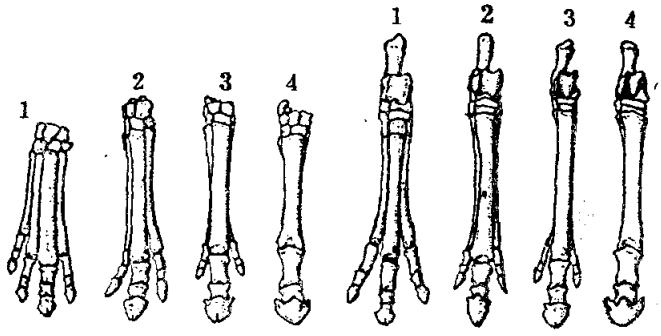


图 17—36 马的肢骨演化。左方为前肢，右方为后肢
（引自 Romer, 1966）
1—*Hyracotherium*（始马）；2—*Miohippus*（中新马）；3—*Merychippus*（草原古马）；4—*Equus*（马）

如驴，单趾，高冠齿，珐琅质层褶皱，食草。真马，体大，四肢均单趾，齿高冠，复杂的脊型齿，草食。马的演化趋向可归纳如下：（1）身体增大；（2）腿和掌（蹠）趾的长度增加；（3）前肢侧趾退化，中趾加强最后只剩下中趾，即由四趾演变为单趾；（4）门齿变宽，犬齿退化，前臼齿臼齿化；（5）颊齿齿冠变高，珐琅质褶皱变复杂；（6）下颌和头骨加深以容纳高冠颊齿；（7）脑增大，变复杂化。

奇蹄目的犀类也较重要，在第三纪各种犀类广布全球，主要特征为头骨低而长，鼻骨向前伸出。早期类型头上无角，齿式较完整；后期属种具 1—2 个犀角，齿冠增高，门、犬齿退化，前臼齿臼齿化，上臼齿齿脊构成“Л”字形。代表属 *Rhinoceros*（犀）更新世至现代，化石主要分布于华南更新世地层（图 17—37）。

图 17—37 *Rhinoceros sinensis*
右上颊齿冠面视，×1/3，华南，更新统

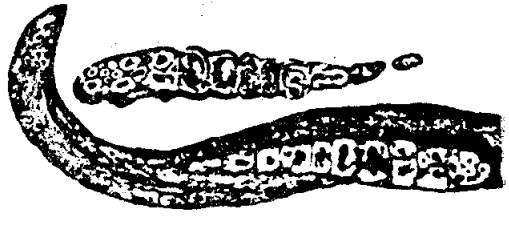


图 17—38 *Sus lydekkeri*
右上和右下齿列，约×1/3，北京周口店，中更新统

6．偶蹄目（Artiodactyla） 每足有 4 趾或 2 趾，主要特征脚的中轴通过第三和第四趾之间。偶蹄类组成特别复杂，其牙齿、骨骼、内脏器官等有极大差别。

进步的偶蹄类如牛类、鹿类中与第三、第四趾相对应的掌骨和蹠骨常愈合为“炮骨”。原始的偶蹄类，齿式完整，齿冠低冠，齿尖丘形。偶蹄类在始新世早期出现，在渐新世和新第三纪时，它们得到很大的发展，从第四纪开始到现代，偶蹄类无论从数量和种类上都大大超过奇蹄类而居优势。偶蹄目可分两大类：

（1）不反刍类 猪类，齿式完全，低冠丘状颊齿，与杂食食性有关。肢骨多数为 4 趾，它们在渐新世开始出现，分布广泛。我国更新世地层中常见猪类化石，如 *Sus lydekkeri*（李氏野猪）（图 17—38）。

（2）反刍类 包括现生种类很多，如牛、羊、骆驼等。化石种类以鹿类、牛羊类较重

要。鹿类在中新世晚期以后，沿各个方向进化。发展成为现今仍很繁盛的许多属种。我国常见的这类化石代表为 *Megoloceros*（大角鹿）(图 17—39)，个体大，下颌骨肿厚，角极粗壮，牙齿为新月型齿。

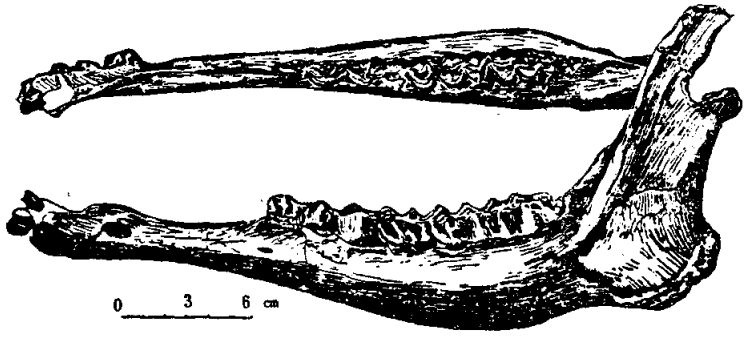


图 17—39 *Megoloceros pachyosteus*
咽面视（上）及侧视，华北，西北，中更新统

7．长鼻目 (Proboscidea) 长鼻类的最早代表是发现于埃及法乌姆地区中晚始新世的始祖象 (*Moeritherium*)(图 17—40，A)。其体形大小与猪相似，头骨很长，臼齿低冠，其上有两排齿尖连成脊，门齿开始增大。本目现生代表一是生活于亚洲南部的 *Elephas maximus*（亚洲象），二是生活于非洲的 *Loxodenta africana*（非洲象），其身躯庞大，头骨巨大，有一个长鼻。象的上颌第二对门齿特化为大象牙（但雌性亚洲象无大象牙），牙无齿根，终生生长。

长鼻类在始新世中、晚期出现后，沿着二个方向演进，一支演化为恐象 (Deinotherium) 类，一支进化为真象类 (Elephantoids) 和乳齿象类 (Mastodontoids)。恐象类上颌无长的象牙，而下颌前端向下弯曲具一对象牙，至更新世绝灭。化石代表如 *Deinotherium*（恐象）(图 17—40，B)。

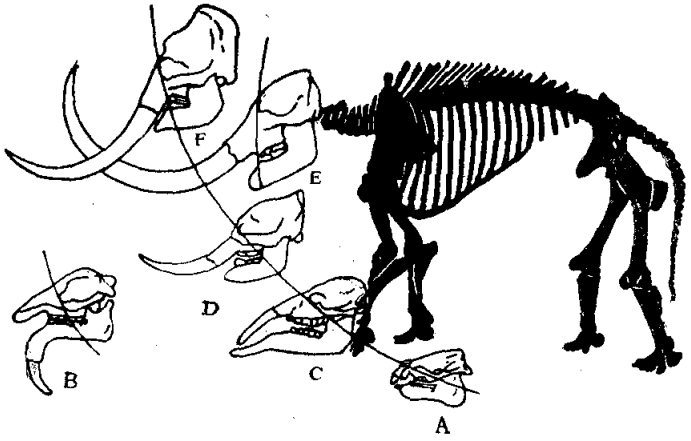


图 17—40 长鼻类进化方向和过程
(据 Colbert, 1969)
A —*Moeritherium*，晚始新世；B—*Deinotherium*，新生代中晚期；C—*Serridentinus*，中新世；D—*Stegomastodon*，更新世；E—*Mastodon*，北美，更新世；F—*Parelephas*，更新世

乳齿象类的主要特征是颊齿低冠，组成横脊的齿尖呈钝圆的乳头状而得名。化石代表 *Mastodon*（乳齿象）（图 17—40，E），乳齿象类自中新世晚期至更新世分布于除澳大利亚以外的全部大陆。

真象类最早出现于中新世晚期。其主要演化趋向是：牙齿增大，齿冠增高，齿脊数目渐次增多，牙齿并发生小褶曲。通常可分为剑齿象和真象两类。前者以 *Stegodon*（剑齿象）为代表，臼齿低冠至半高冠，如我国的黄河剑齿象。后者以现代 *Elephas maximus*（亚洲象）为代表，颊齿高冠，齿脊多而密。

象类主要进化方向为：身体由小变大；头骨高度增加；颌骨由长变短，下唇和鼻发展为“长鼻”；臼齿横脊数由少变多，由低冠齿变为高冠齿，上门齿由小变大形成大象牙，且逐渐增大。长鼻类进化方向及实例，参阅图 17—40。

第十八章　古植物学(Paleobatany)
附孢子、花粉简介

一、概　　述

古植物学是研究地史时期植物界的科学。按其研究对象的形态和体积大小，一般常分为大植物（Plant megafossils)和微古植物（Plant microfossils)，前者系指肉眼可见的植物的营养器官（根、茎、叶）和各种生殖器官；后者系指假助于显微镜研究的低等植物及高等植物的生殖细胞——孢子、花粉。组成植物化石各种组织和器官的细胞因有各种特殊成分的细胞壁而能保存亿万年，研究它们的形态和结构，为重建植物界系统发育史提供了

表 18—1　植物界分类系统

植物界	低等植物	菌类（Mycophyta）		太古代—现代	孢子植物 非维管植物
		藻类（Phycophyta）	蓝藻植物门（Cyanophyta）	太古代—现代，震旦纪最盛	
			金藻植物门（Chrysophyta）	古生代—现代	
			黄藻植物门（Xanthophyta）	?—现代	
			硅藻植物门（Bacillariophyta）	早侏罗世—现代	
			甲藻植物门（Pyrrophyta）*Dinoflagellates*	晚三叠世—现代	
			裸藻植物门（Englenophyta）	?—现代	
			绿藻植物门（Chlorophyta）	寒武纪—现代	
			轮藻植物门（Charophyta）	晚志留世—现代	
			红藻植物门（Rhodophyta）	震旦纪—现代	
			褐藻植物门（Rhaeophyta）	?—现代	
	高等植物	苔藓植物门（Bryophyta）	苔纲（Hepaticeae）	早古生代—现代	孢子植物 非维管植物
			藓纲（Musci）		
		原蕨植物门（Propteridophyta）		晚志留世至泥盆纪	孢子植物 维管植物 蕨类植物
		石松植物门（Lycophyta）		泥盆纪—现代，石炭、二叠纪盛	
		节蕨植物门（楔叶植物门）Arthrophyta(Sphenophyta)		泥盆纪—现代，石炭、二叠纪盛	
		真蕨植物门（Pteridophyta）		泥盆纪—现代，石炭、二叠纪、中生代盛	种子植物 维管植物 裸子植物
		前裸子植物门（Progymnospermophyta）		中、晚泥盆世至二叠纪	
		种子蕨植物门（Pteridospermophyta）		晚泥盆世至早白垩世	
		苏铁植物门（Cycadophyta）		晚石炭世—现代，中生代盛	
		银杏植物门（Ginkgophyta）		二叠纪—现代，中生代盛	
		松柏植物门（Coniferophyta）	科达纲（Cordaitopsida）	晚泥盆世-早三叠世，石炭、二叠纪盛	
			松柏纲（Coniferopsida）	中石炭世—现代，中生代盛	
		买麻藤植物门（Gnetophyta）（略）			
		有花植物门（被子植物门）Anthophyta（Angiospermae）	双子叶纲（Dicotyledones）	早白垩世晚期—现代	种子植物 维管植物 被子植物
			单子叶纲（Monocotyledones）		

确切可靠的依据。

地球上最早出现的生命广义上是属于植物界的。距今 3500 Ma 的太古代地层中，就已发现过最原始的原核生物蓝藻类和细菌化石。对于自元古代至新生代的地层划分，古植物起着重要的作用，特别是对元古代海相地层及各时代非海相地层最为重要。古植物是划分、恢复地史时期古大陆、古气候和植物地理分区的主要标志。各类古植物本身亦参与了成矿、成岩作用，例如太古代沉积型铁矿的形成与铁细菌活动有关；各种藻类可以形成礁灰岩、藻煤、硅藻土等；低等植物与石油、油页岩的生成有关；高等植物则更是各地史时期形成煤层的物质基础。

古植物学的基本分类系统与现代植物大体一致，按照体躯分化完善程度和细胞的结构、营养方式、生殖和生活史类型，分为低等植物和高等植物两大类，其分类系统如表 18—1。

古植物学的次一级分类和命名则随着化石不断地被发现常有所更改。因绝大多数高等植物体躯大，各器官常分散保存，因此古植物学中还较多地同时使用形态分类和形态属（form genus）。其命名的方式与现代植物不同，有以下两种情况：（1）化石植物分散的器官在其原有的自然连系未发现以前，只能归为同一系列的形态属名，例如图18—11，鳞木各部分器官的形态属；（2）有些化石植物其叶器官的形态彼此极为相似，当没有发现相连的生殖器官时，常据其形态及结构而划分形态属和形态类群。经过研究后它们可以分属于各个不同的自然类群，如归为 *Pecopteris*（栉羊齿）形态属名下的种据不同的生殖器官可以分别属于真蕨植物门和种子蕨植物门。然而，归入形态属名下的各种，大多数是客观存在的，有些形态属和类实际已证明也较接近于自然分类，有些种在地层的垂直分布中有一定规律性，可以应用于地层划分和对比。总之，形态属或类是广义的不同种或属的归纳，地史分布长，因此，植物化石一般应鉴定到种。

二、低等植物（Lower Plants 或 Thallophyte）简介

（一）低等植物的一般特征

低等植物包括菌类和藻类。植物体构造简单，为单细胞或多细胞组成的丝状、带状、片状等各种形态，无根、茎、叶的分化，称为叶状体植物（Thallophyte）。极少数有类似根、茎、叶的器官，如海带、轮藻。绝大多数在水域或在阴湿条件下生活，无输导组织。

低等植物中，细菌和蓝藻的细胞构造还不完善，不具真正的细胞核，为原核生物（Prokaryota）。其它低等植物与高等植物的细胞构造都具真正的细胞核和细胞器，为真核生物（Eukaryota）。

细菌的细胞大多无营光合作用之叶绿色素，以吸收别的动、植物的有机物质维持生命，为异养植物。藻类的细胞体内有叶绿色素，能营光合作用制造食物，为自养植物。

低等植物的繁殖有三种方式：营养繁殖（以营养体分离出新个体）；无性生殖（由具生殖能力的母细胞即孢子囊中产生出一至多个生殖细胞，即孢子）；有性生殖（由能产生雌、雄配子的母细胞即配子囊中产生单细胞的配子，雌、雄配子结合成合子并直接萌发，成长为新的个体，但无胚胎阶段）。

藻类植物依据所含色素为主进行分类。

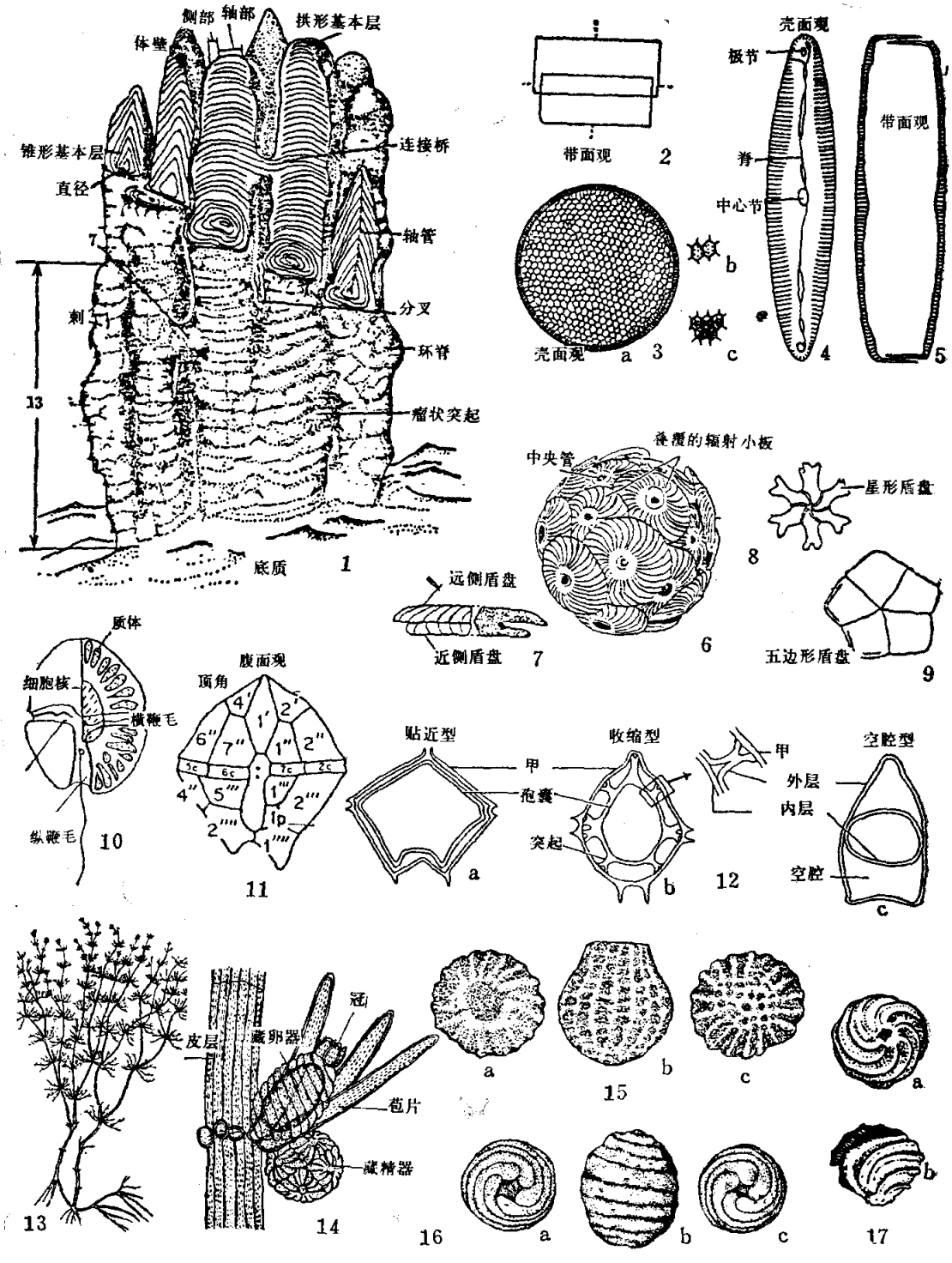


图 18—1 低等植物各类群综合图

1—叠层石综合图解（引自 梁玉玉，1975）；2、3—中心硅藻目 *Coscinodiscus*（圆筛藻）；4、5—羽纹硅藻目 *Pinnularia*（羽纹硅藻）（据 Meyen，1987）；6—现代颗石藻，*Cyclococcolithina* 带着颗石盘；7—前者的侧视及横剖面；8—*Discoaster*（盘星石），×1000；9—*Braarudosphaera*（五边石），×2140（据 Brasier，1980）；10—甲藻的构造；11—甲藻动细胞甲片；12—孢囊的类型（引自 Brasier，1980）；13—现代轮藻 *Chara vulgai* 植株形态（据 Migula）；14—*Chara* 小枝示雌、雄性生殖器官（据 Haupt，1953）；15—*Sycidium lagenarium* Z. Wang（据王振，1976）；16—*Trochiliscus bulbiformis* Karp（根 Maslov，1963）；17—*Porochara anluensis* Z. Wang（据王振，1978）

（二）蓝藻植物门（Cyanophyta）和叠层石（Stromatolites）

蓝藻即蓝绿藻，以含蓝绿色素而得名。微小的细胞（1—25μm）常单个或群体，为由纤维素构成的粘胶质衣鞘所包围。地史中普遍而有意义的是以蓝藻为主及其它菌、藻植物参与而沉积形成的叠层石，其形成一方面由各种菌、藻形成有机质薄层；另一方面又由藻类的胶质鞘粘附岩矿碎屑形成沉积薄层，二者呈交互或过渡、深浅不同的叠层构造，即称为叠层石。

叠层石的基本结构单元为基本层（生长层），由基本层互相叠合形成向上呈拱形的柱体，柱体有不同方式的分枝和微下凹的连接桥。柱体表面形成各种纹饰（刺、瘤、环脊、檐等）。柱体增长构成叠层石体，并聚生构成叠层礁（图 18—1,1）

叠层石最早产于距今 3100 Ma 前的太古代地层中，为层状及柱状，2000—680 Ma 前的元古代，分叉的柱状叠层石达到极盛期，随后渐衰落。

（三）硅藻植物门（Bacillariophyta）

硅藻为单细胞藻类，以分裂繁殖。个体微小（20—200 μm 之间），常呈各种形状之群体，广布于海水、淡水和半咸水中，但严格受水温和盐度控制。单个硅藻体的基本结构是具上、下两个壳瓣如同肥皂盒状。镜下观察硅藻需由两个方向进行，壳面观和带面观（图 18—1、2、3、4、5）。硅藻的细胞壁高度硅化，在壳瓣上有规律地不均匀沉淀，形成多样化的花纹，是分类的重要标志。

本门包括一个硅藻纲，按壳壁形态分为 1）中心硅藻目（辐射硅藻目）Centrales：壳面观呈圆形、三角形或四边形，纹饰辐射状，大部分海生浮游型或不活动；2）羽纹硅藻目 Pennales：壳面观呈长椭圆、舟形、纺锤形等，对称或不对称。壳面纹饰羽状排列。

硅藻最早在侏罗系有可疑报导。确切繁盛始自晚白垩世，为中心硅藻目，古新世该目极盛，并出现羽纹硅藻目，两目都延续至今，但多样度稍低。

（四）甲藻植物门（Pyrrophyta）

甲藻为单细胞浮游藻类，细胞壁具纤维素形成的甲片包被细胞，故而得名。沟鞭藻（Dinoflagellates）是其中的一个纲，细胞在中腰处有横向沟和横向鞭毛（图 18—1,10），主要生存于海水中，部分也见于淡水和半咸水。沟鞭藻在其生活周期中存在浮游活动的动细胞，外被以很多甲片（动甲）（图 18—1，11）和呈休眠状态的孢囊两种类型，孢囊是在有甲细胞内形成的静止细胞，孢囊壁分内、外二层。

化石沟鞭藻主要为孢囊，有三种形态类型（图 18—1，12）：（1）贴近型——孢囊外壁与外围的动甲紧贴；（2）刺型（收缩型）——孢囊内体小，但有刺、突起支持动甲片；（3）腔型——孢囊的两层壁部分分离。各种类型的孢囊表面光滑或具粒、脊、刺或凹陷纹饰。

沟鞭藻最早始于晚三叠世晚期，晚白垩世至第三纪化石最丰富，是划分、对比海相中、新生代地层的重要依据。它们大量单一出现，为海相沉积标志。

（五）金藻植物门（Chrysophyta）——颗石藻类（Coccolithophorides）

颗石藻类因具金黄色素而归入金藻门，为单细胞浮游植物。一个颗石藻通常为球形或卵形单细胞，直径小于 20 μm，细胞周围有称为颗石（直径为 3—15 μm）的钙质小盘形成保护的甲胄（图 18—1，7）。颗石由辐射状或叠瓦状小板构成椭圆形、环形或星形盾盘，盾盘外侧（远侧）常较凸，或具刺；内侧（近侧）平或内凹（图 18—1,6）。例如 *Discoaster*

（盘星石），第三纪。*Braarudosphaera*（五边石），白垩纪至现代（图 18—1，8、9）。

绝大多数颗石藻是海生的，尤以热带广海中最繁盛。颗石藻死后，颗石脱落下沉而成为碳酸盐岩和白云岩的重要组分。颗石藻始现于晚三叠世，晚白垩世、早中第三纪和现代是其繁盛的三个高峰期。

（六）轮藻植物门（Charophyta）

轮藻植物是多细胞的水生低等植物，藻体有假根、轮生的“茎”和“叶”的分化（图 18—1，13）。营有性生殖，藏卵器外壁由 5—20 条长管状钙化的包围细胞环绕组成（图 18—1，14），故能保存为化石。化石藏卵器个体介于 0.20—3.5 mm 之间，需自顶视、底视和侧视三个方向观察。包围细胞因钙化程度不同可形成脊或沟，表面具纹饰或无。

轮藻化石根据包围细胞生长方向分为直立、右旋、轮藻三个目：直立目（Sycidiales）的包围细胞直行排列，晚志留世至早石炭世，如 *Sycidium*（直立轮藻）（图18—1，15）；右旋目的包围细胞右旋，晚志留世至晚二叠世，如 *Trochiliscus*（右旋轮藻）（图 18—1，17）；轮藻目的包围细胞左旋，中泥盆世至现代，如 *Porochara*（孔轮藻）（图 18—1，16）。轮藻植物始现于晚志留世，直立目、右旋目都在中泥盆世最繁盛。轮藻目则以中三叠世、早白垩世和始新世为三大繁盛期，大多见于陆相沉积，少数产于过渡相和海相沉积中。

三、高等植物（Higher Plants）——维管植物（Tracheophyte）的形态和结构

高等植物形体、结构复杂，除原始类群外，都已分化出根、茎、叶和生殖器官等部分，每个器官由各种组织（起源相同，形态结构和功能一致的细胞群）组合而成，可称为茎叶植物（Cormophyte）。除苔藓植物门外，高等植物最重要的特征是有具输导作用的维管系统。它存在于各个器官中，故常称为维管植物（Tracheophyte）。高等植物都有两性生殖器官，有性生殖所产生的合子，在个体发育时有程度不同的依靠母体的胚胎阶段，故又可称有胚植物（Embryophyte）。

（一）维管植物营养器官的形态和结构

1．茎　茎和根器官从系统发生上是同源的，根由原始轴发展而成。茎是有节的轴器官，具侧生的附属物或叶，有各种起源形式。

（1）茎的形态和生活型　绝大多数植物的茎是直立茎；暖湿地区还常发育横卧地面的匍匐茎，附着它物的攀援茎和缠绕茎。有些植物除地上茎外，还有埋在土中的地下茎，例如根状茎，横卧于地下的茎部有不定根及芽，可使植物在地下渡过不宜生长的季节。

按茎的生活类型，高等植物可分为高大而有显著主干的乔木，主干不明显而较矮的灌木，攀附它物的藤本（木质和草质），矮小、无木质茎的草本植物及寄生其它植物体的附生植物。

（2）茎的分枝　茎的分枝方式有二歧式和侧出式两种主要类型：二歧式分枝由顶端分生组织均等或不等二歧分叉形成；侧出式分枝（也称单轴式分枝）是由侧芽发育成侧分枝，有明显的主轴和较细的侧枝（图 18—2，1）。由不等二歧式分枝形成“之”字型的“轴”和较短的“侧枝”，进而形成侧出式分枝可能反映了维管植物分枝形式的进化规律。

（3）茎的解剖　图 18—2，2 是松茎横切面，按其组织功能可分为三部分：（1）皮

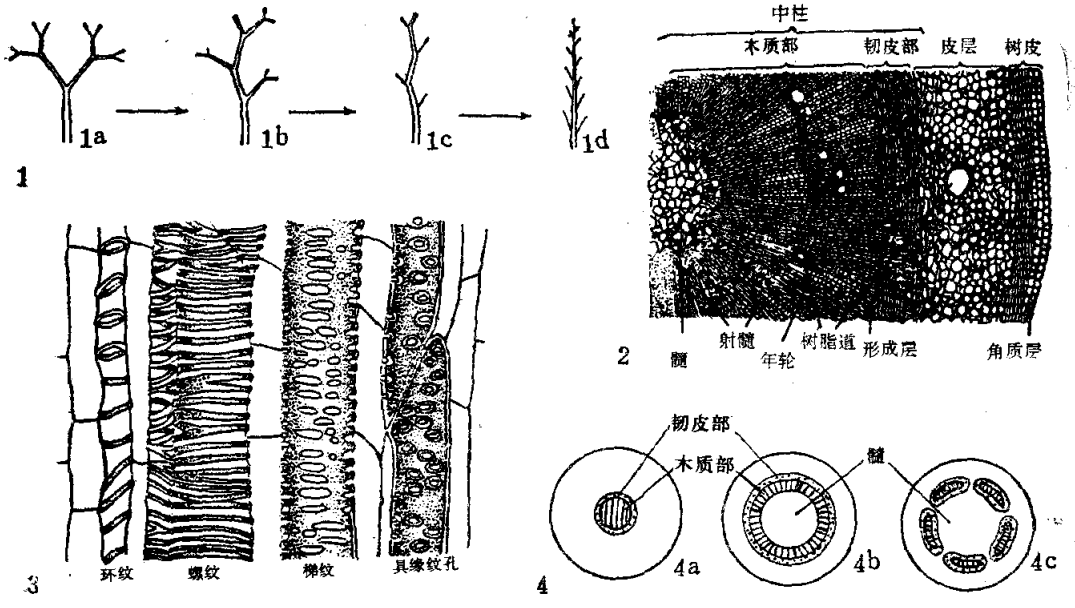


图 18—2　维管植物茎的分枝方式和解剖

1—茎的分枝方式，1a—二歧式分枝；1b—不等二歧式分枝；1c—二歧合轴式分枝；1d—侧出式分枝（单轴式分枝）；2—松茎的横切面；3—初生木质部管胞内壁增厚类型的发展系列；4—中柱的类型　4a—原生中柱；4b—管状中柱；4c—网状中柱

（1、4　引自《中国古生代植物》1974；2—引自《古植物学附孢粉分析》，1964；3—引自 Stewart，1983）

部系统包括表皮层(幼茎的最外层)和木栓层(木本植物次生茎的外层)，司保护功能；(2)基本组织系统——包括皮层、髓和射髓，为薄壁细胞组成纵横方向司营养的网络；(3)维管系统(中柱)——由外向内可分为韧皮部和木质部。木本植物在韧皮部和木质部之间有形成层，能分生出次生韧皮部和次生木质部。

研究化石茎的解剖结构是了解古植物系统进化的重要依据：1)组成各类群植物的初生木质部的管胞或导管，其次生壁增厚形式各不相同，自环纹、螺纹、梯纹到圆的具缘纹孔，反映了进化规律（图 18—2，3)；2）各类植物的中柱类型亦不同，原始的维管植物茎中央无髓，称为原生中柱；逐步进化为有髓的管状中柱，因大型叶的分化使管状中柱产生叶隙而发育的网状中柱，裸子植物和大部分被子植物为真中柱（即有射髓穿过维管系统)。

2．叶的形态和结构　叶是高等植物重要的营养器官。叶数量多，表面有角质层保护，被掩埋后保存的机会最多，叶的形状和叶脉的多样性最能反映各植物种的特征。现代植物研究表明，除少数生态的或系统发育形成的异叶性情况外，同种植物的叶形相似。

（1）叶的组成和叶序　叶通常由叶柄和叶片组成，有的还有托叶，没有叶柄的称为无柄叶。叶柄上只有一枚叶片的称为单叶，其叶柄腋部有芽；叶柄上有多个小叶者称为复叶，有各种形式（图 18—3)，在总叶柄处有芽，描述多次羽状复叶的术语见(图 18—22)。有的叶基部相连形成包围于茎节上的叶鞘（图 18—15)。

叶在枝上排列的方式称为叶序，有互生、对生、轮生和螺旋生等，其排列的规律是使相邻叶之间互不遮盖，使叶以较大面积接受阳光。

（2）叶的形状　包括叶的整体轮廓(叶的顶端)基部及叶边缘。叶的轮廓通常以叶的

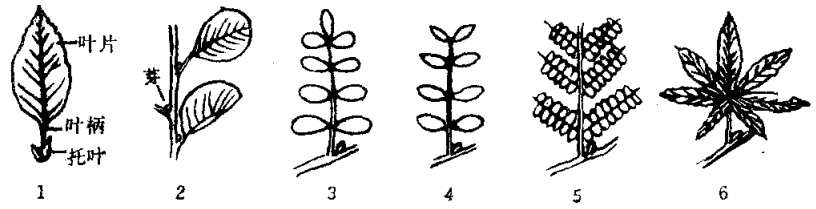


图 18—3 叶的类型

1—完全叶；2—单叶；3—奇数一次羽状复叶；4—偶数一次羽状复叶；5—两次羽状复叶；6—掌状复叶

长、宽之比及最宽处的部位为标准而划分为基本的几何形态，并结合常见物体形象而命名。

叶的边缘完整无裂缺者称为全缘；有的叶缘呈锯齿状、波状；或呈浅裂、深裂、全裂和掌状分裂状态。叶顶端形态有急尖、渐尖、钝圆、凹缺、短尖头和截形等。叶基部形态有楔形、心形、偏斜、截形、下延、圆形等。

（3）叶脉 叶脉是分布在叶片中的维管束，在茎中连接中柱和叶的维管束的部分，称为叶迹。叶脉在叶片中排列的方式称为脉序，其形式多样化，且比叶形有较大的稳定性，是鉴定植物叶化石的重要特征。有下列基本类型（图 18—4）：单脉、扇状脉、放射脉、平行脉、弧形脉、羽状脉（侧脉羽毛状排列于中脉两侧。侧脉自叶轴上伸出的称为邻脉）、网状脉（又称闭锁脉序：叶脉二歧分叉联结成单网的称为简单网脉；叶脉单轴式分枝，联结成大网套小网的重网者称为复杂网脉）、掌状脉（自基部伸出几条等粗的脉）。

叶脉的类型多少也反映了植物界的进化规律，较原始的植物类群具单脉或扇状脉，进化的类群则以羽状脉和网状脉为主。植物界最高级的被子植物，绝大部分具复杂网脉。

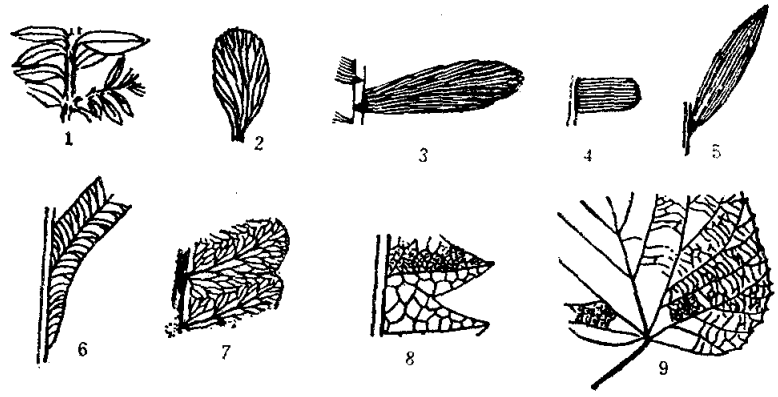


图 18—4 叶脉类型

1—单脉；2—扇状脉；3—放射脉；4—平行脉；6—羽状脉及邻脉；7—简单网脉；8、9—复杂网脉

（二）维管植物的生殖器官

（1）孢子囊及其位置 维管植物中的原始类群如原蕨、石松、有节和真蕨各门，在其孢子体成长后，产生用以繁殖后代的生殖器官——孢子囊，孢子囊内的孢子母细胞有的大小一致（同孢），有的大小不一致（异孢）。各类群的孢子囊其形态、着生位置、孢子囊的开裂机制各具特征，是分类的重要依据。载孢子囊的叶都称为孢子叶。

（2）小孢子叶球、胚珠和种子 裸子植物和被子植物都是异孢植物，雄性的小孢子

囊称为花粉囊，可聚成各种形式的孢子叶着生于生殖枝（小孢子叶球）（图 18—35,1 a；18—36,1a）。雌性生殖器官叫胚珠，受精后发育成种子，裸子植物各门种子形状多种多样，被子植物的种子和果实也多样化。

无论那一类群，最有意义的是那些既具生殖器官又有营养叶在同一叶轴或枝上的化石标本，它们是研究系统分类的重要材料。

四、苔藓植物门(Bryophyta)

苔藓植物是高等植物中形体小而结构最原始的类群。有的呈匍匐于地面的叶状体，大多数有茎、叶之分，但无真正的根，也无真正的维管系统，依特殊型细胞起输导作用。世代交替明显，整个生活史中配子体世代占优势。孢子体不发育，寄生在配子体上，孢子体实质上就是一个位于雌配子体顶端的孢子囊，称为孢蒴，有帽状的盖。同孢。

按照植物体分化程度分为苔纲（Hepaticae）和藓纲（Musci）。苔纲的植物体大多呈叶状体状，如 *Marchantia*（地钱）（图 18—5，1）。藓纲的植物体常分化为茎和叶，如 *Sphagnum*（泥炭藓）（图18—5，2、3），它们各再分为若干目。

一般认为，苔藓植物起源于配子体世代特别发育的绿藻，它是陆生植物中的一个旁支。苔藓植物化石曾发现于泥盆纪和石炭、二叠纪地层中，仅在二叠系发现较多。自第三纪起苔藓植物广泛发育，并成为泥炭沼泽的主要组成部分。现代苔藓植物广布于全球各地，在潮湿地区最繁盛，如在热带雨林区它做为附生植物复于其它植物的树干、枝条和叶上；在寒冷的森林土壤上形成丛密的垫状物或高山苔原带。藓类在沼泽形成中是占绝对优势的植物类群。

1　　2　　3

图 18—5

1—*Marchantia polymorpha* 的雌配子体；2—*Sphagnum palustre* 植物体；3—部分放大，示顶部孢蒴（1、2、3 引自 Takhtajan，1963）

苔藓植物化石一般呈叶状体形态的常名之为 *Thallites*（似叶状体）。

五、原蕨植物门(Protopteridophyta)

（一）一般特征

原蕨植物门也常被称为裸蕨植物（Psilophyte，广义）或无叶类（Aphllata），它是最早而原始的陆生维管植物，始现于晚志留世，繁盛于早，中泥盆世，晚泥盆世就全部灭绝。虽然生存时期不长，但本门经历了急剧的分化、包括相当不同的类群。

本门共同的特征是植物体一般矮小（十几 cm 至 2m），分化不明显，茎轴二歧式分枝，无叶或叶状附属物；无真正的根，为拟根状茎或假根；茎内有最简单的维管系统——原生中柱，体积小，无次生组织。孢子囊常位于枝的顶端，或侧生成穗状。同孢。本门可根据孢子囊结构和排列、枝轴分枝特征等分为两纲三目。

（二）莱尼蕨纲（Rhyniopsida）

本纲是最早的原蕨植物，具顶生的球形或长纺锤形孢子囊，原生中柱仅占茎内很小的位置，内始式的初生木质部。原始类型主轴不明显，进化类型有较清楚的主轴。

1．莱尼蕨目 Rhyniales　植物体小，结构简单仅初步分化为二歧的枝轴和根状茎。最早见于晚志留世至早泥盆世的代表为 *Cooksonia*（库逊蕨）（图 18—6，2），仅发现过光滑的二歧分叉枝和顶生扁圆形至肾形孢子囊。早泥盆世的 *Rhynia*（莱尼蕨）（图 18—6，4）全部植物体高仅 50 cm，直径 5 mm。与 *Cooksonia* 不同的是孢子囊呈纺锤形，茎有角质化的表皮和气孔，管胞环纹，螺纹增厚。

2．裸蕨目（Psilophytales）　分布于早、中泥盆世。植物体高 1—2m，二歧分枝和顶生的孢子囊表明由莱尼蕨目演化而来，但分枝方式和结构较进化。如 *Psilophyton*（裸蕨）（图1 8—6，3）主轴粗状，呈假单轴式分枝，侧枝二歧分叉可达 7—8 次，孢子囊成对顶生、并成簇。内始式初生木质部，管胞呈梯纹增厚，茎表面光滑或有刺。

（三）工蕨纲（Zosterophyllopsida）

本纲典型代表即 *Zosterophyllum*（工蕨）（图 18—6，1），植物体高仅 20—25 cm，茎轴粗仅1—2 mm，二歧分枝簇状丛生，表面光滑，最主要的特征是轴基部有呈“K”或“H”形分枝的拟根状茎，孢子囊圆形或椭圆形，以短柄侧生于枝并或聚成孢子囊穗位于枝顶端。早、中泥盆世。

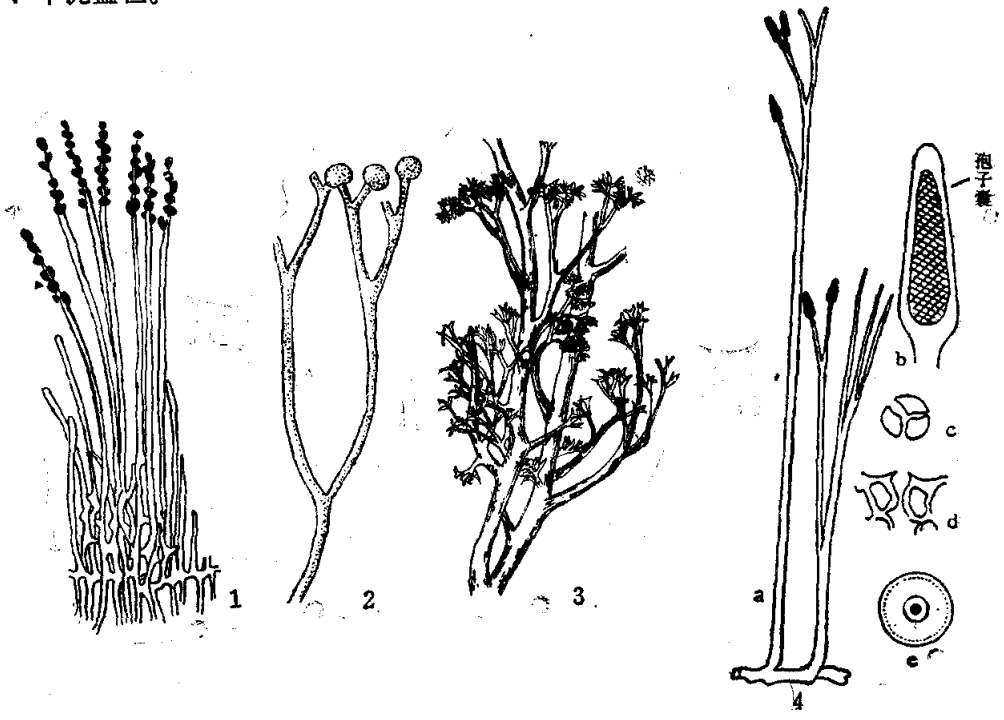


图 18—6　原蕨植物门化石代表

1—*Zosterophyllum myretonianum* Penh., D_1；2—*Cooksonia caledonica* Edw.；D_1；3—*Psilophyton dawsonii*；4—*Rhynia major* Kidston et Lang, D_1；a—植物体复原；b—孢子囊纵切面；c—孢子形态；d—茎轴表面气孔横切面；e—茎横切面，示小的原生中柱

（1，据 Sporne，1975；2，据 Gensel，1976；3，据 Banks 等，1975；4，引自塔赫他间，1955）

（四）原蕨植物门的起源和进化

原蕨植物门虽为原始维管植物，但已具备陆生植物的基本结构，器官初步有分化，茎、枝内有输导的维管系统；有拟根状茎或假根固着并初具吸收作用；茎轴表皮角质化，有气孔能减少、防止水分蒸散和调节气体，并具制造养料的功能。这些条件使原蕨植物能初步摆脱完全对水的依赖，进入陆地气生环境，它们是植物界征服陆地的先驱者。但是，在结构上这个类群还是很原始的：有的植物体仅是二歧分叉的轴状器官，无根，无叶；茎轴纤弱，维管系统原始而细小；孢子囊顶生；囊壁厚等。因此，还只能生存于经常有水的滨海潮湿低地。

原蕨植物最可能是某些较能暂时适应滨海浅滩的绿藻植物逐步演化而来。最古老的是莱尼蕨纲莱尼蕨目，由它演化出裸蕨目及工蕨纲。

原蕨植物的出现是植物界进化史上重要的转折点，它们完成了从水域扩展至陆地的飞跃。而陆地环境的多样性，又是促进它们迅速分化发展的外因，因此在早泥盆世中、晚期，除了原蕨植物外，还出现了一些形态、结构较为进步，但仍具部分原始特征的新型植物，这些化石植物的过渡型特征证明了石炭、二叠纪繁盛的石松植物门、节蕨植物门、真蕨植物门和前裸子植物与原蕨植物之间有密切的关系。原蕨植物是无叶的，其它维管植物都有叶的分化，它们的发生与原蕨植物的进化有关。一种是大型叶（顶枝起源叶），其叶起源于分枝，是由原蕨植物门二歧分枝的顶端枝系逐渐扁化、并合而形成（图 18—7），大型叶分出处有叶隙，叶片有分叉的脉序，如真蕨植物门等。另一种是小型叶（延伸起源叶），叶由茎表面突出物延伸发展而成（图 18—8），单脉（或双脉），无叶隙，如石松植物门。因此原蕨植物门在植物界演化及系统发育上都有重要意义。

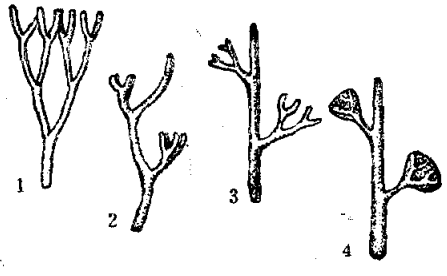


图 18—7　大型叶（顶枝起源叶）的演化图解
（据 G. M. Smith, 1955）
1—二歧分枝；2—不等二歧分叉（或称耸出）较弱枝代表大型叶在演化发端时期；3—原始大型叶的二歧分枝（"扁化"）；4—大型叶分叉之间的联合（"蹼化"），产生扁平而具二歧分叉的叶脉。

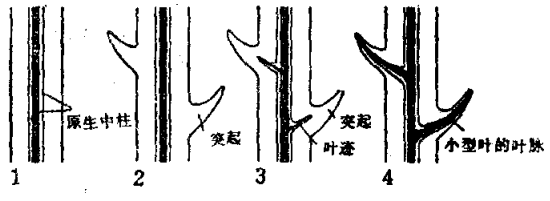


图 18—8　小型叶（延伸起源叶的演化示意图
（据 Lemoigne, 1968）
1—裸蕨状植物茎光滑；2—茎表皮突起无维管束；3—有细的维管束通至突起基部；4—维管束伸达突起延伸的叶器官内

六、石松植物门（Lycophyta）

（一）一般特征

石松植物门始现于早泥盆世，晚泥盆世开始繁盛，极盛于石炭纪，在东亚繁盛延续至早二叠世。古生代末，大大衰退。除中生代早期残留少数木本植物外，中生代至现代都为草本。现代仅存 5 属，其中*Lycopodium*（石松），*Selaginella*（卷柏）占98%，约1000余种。

石松植物的茎、枝二歧式或二歧单轴式分枝。单叶，小，故亦称小叶植物门(Microphyllophyta)，叶密布于枝，呈螺旋状排列，单脉。叶自茎、枝的中柱分出时无叶隙，即小型叶（见图18—8），有的有叶舌。茎内中柱的直径很小，星状原生中柱或管状中柱。木质部管胞除原始类型为环纹增厚外，一般为梯纹。孢子囊单个着生于孢子叶的叶腋或叶的上表面近基部处，除原始类型外，都聚集成孢子叶穗位于枝顶部或主枝的基部。同孢或异孢。

根据T·N·Taylor (1981)的分类方案并参考各家意见将石松植物门分为6个目：

原始鳞木目 Protolepidodendrales, $S_3?D_1$-C_1；石松目 Lycopodiales C-Rec. 鳞木目 Lepidodendrales, D_3-P；肋木目Pleuromeiales, T-K；水韭目 Isoetales, K-Rec.（略）；卷柏目Selaginellales, C_2-Rec.（略）。

（二）原始鳞木目 (Protolepidodendrales)

本目包括古老的已绝灭的石松植物，早泥盆世至早石炭世。绝大多数是草本，部分为小乔木。形态结构简单，原生中柱，生殖叶、营养叶分化不明显。孢子囊绝大多数分散着生而不集成穗，同孢，仅个别具叶舌。本目实际上包括几组叶座结构发育不完善的小类群。

Baragwanathia（刺叶木）是已知最早的草本石松植物，可能产于澳大利亚晚志留世末。具长鬃毛状的叶（图18—9，1）。*Drepanophycus*（镰木）有刺状短叶，维管束纤细，常见于早、中泥盆世（图18—9，2）。

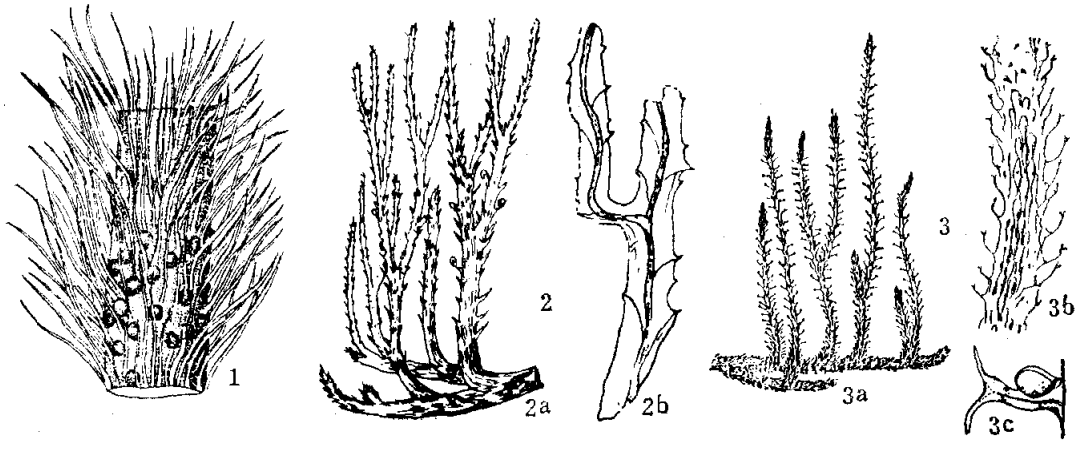


图 18—9 原始鳞木目化石代表

1—*baragwanathia longifolia* Lang et Cookson，澳大利亚，晚志留世（转引自Stewart, 1983）；2—*Drepanophycus spinaeformis* Goeppert，2a—植物体复原，2b—示维管束达刺状叶内（据Kräusel et weyland, 1933，2b稍作修正）；3—*Protolepidodendron scharyanum*(Stur)Krejči，3a—植物体复原，3b—示叶座及叶顶二歧分叉，3c—孢子囊的形状及着生位置（3a、3c据Kräusel et weyland 1932，3b据Potonie et Bernard, 1904）

另一类群也是草本植物，其最主要特征是螺旋排列的叶的顶端二歧式或耙式分叉。典型代表为*Protolepidodendron*（原始鳞木），植物体小，叶在近顶端分叉一次，叶脱落后在茎表面留下凸起的狭菱形痕迹称为叶座，常见种 *P. scharyanum*（纤原始鳞木）（图18—9，3）广布于世界各地中泥盆世。

属于此目的还有一类是木本，中泥盆世至早石炭世。叶不分叉，螺旋状或假轮状密布于茎、枝。叶座内有的仅具一束痕，有的连束痕也不明显，如 *Sublepidodendron*（亚鳞木）

（图18—10），叶螺旋形排列，叶座狭长，无叶痕，仅有一拱形纹。*S. mirabile*（奇异亚鳞木）分布于晚泥盆世至早石炭世。

（三）鳞木目（Lepidodendrales）

鳞木目可能始现于中泥盆世末，石炭纪时达繁盛的顶峰，至二叠纪末绝灭。全部为乔木，是石炭、二叠纪主要的聚煤原始物料。最典型的代表是*Lepidodendron*（鳞木），还有*Sigillaria*（封印木）等，它们都有明显的叶座和发育的次生组织。可能属于本目的古老类型有*Leptophloeum*（薄皮木）等。

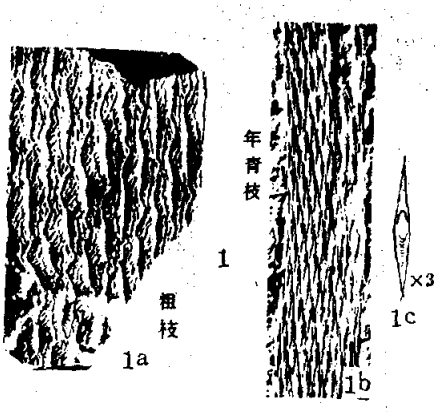


图 18—10 *Sublepidodendron mirabile*（Nath.）Hirmer

1．*Lepidodendron*及其相近属　*Lepidodendron*一名通用于该属植物体总称及其茎之外表面部分。茎高可达40m，直径2m，茎上部二歧分叉形成伞状树冠。叶剑形，单脉，螺旋状着生于茎、枝上。原生中柱或常为管状中柱，有次生加粗组织，但中柱仅占茎体积的10—15%，而皮层和周皮却很厚，皮层中机械组织发育，主要起支持作用（图18—11，2）。鳞木目化石树干的基部成横展的部分称为*Stigmaria*（根座），它先二歧式分出四条主枝，每一主枝再多次二歧分叉呈低角度平展伸入地下。最末级分枝上着生细长的根（图18—11，1c、1d）。*Lepidodendron*的孢子囊着生于孢子叶的上表面，称为*Lepidostrobophyllum*（鳞孢叶）（图18—11，3b、4a）。孢子叶聚成孢子叶穗着生于主枝的末端称为*Lepidostrobus*（鳞孢穗）（图18—11，1e、3a、3b），异孢，有的一个穗上同具大、小孢子囊，而有的仅具特化的单个的大孢子囊，如*Lepidocarpon*（鳞籽），孢子叶高度进化包住了大孢子囊，其中只有一个能育大孢子（图18—11，4b）。

*Lepidodendron*最易识别而最常见的化石是茎、枝表面叶脱落后留下的印痕一压型化石类型。叶基部膨大，叶脱落后，在茎、枝表面留下的基座痕迹称为叶座，螺旋形排列。叶座中上部心形或菱形微凸成低锥形的部分称为叶痕，为叶确实着生于茎的部分，是当叶基部沿着离层脱落而留下的痕迹。叶痕表面有横列三个小点痕，中间是叶脉痕迹称束痕，两侧边为通气道痕或称侧痕。有的在紧邻叶痕之下的叶座表面另有2个通气道痕。叶痕的上方有叶舌留下的叶舌穴。叶痕的下方或上、下方正中有微凸的中脊及横纹。粗大的茎干常有纵纹或分隔带（图18—11，1）。叶座的形状、结构及排列方式各不相同是鳞木目进一步划分科、属的依据。如*Lepidodendron*的叶座呈螺旋状排列，叶痕比叶座小而位于叶座之中上部（图18—11，1），而*Sigillania*（封印木）的叶座与叶痕几乎等大，叶座呈直行排列（图18—12）。

2．可能属于鳞木目的植物　在鳞木目极盛期之前的晚泥盆世，已有相当数量的乔木状石松植物，其中与鳞木目关系最密切的是*Leptophloeum rhombicum*（斜方薄皮木）（图18—13），植物体高约10m，粗约0.5m，螺旋形排列的叶，其中上部细线形，下部突然膨大，具叶舌。叶座斜方形，位于叶座中上部的叶痕很小，长卵形，内有一束痕。该属在晚泥盆世广布于南、北半球，为世界性的单种属。

（四）肋木目（Pleuromeiales）

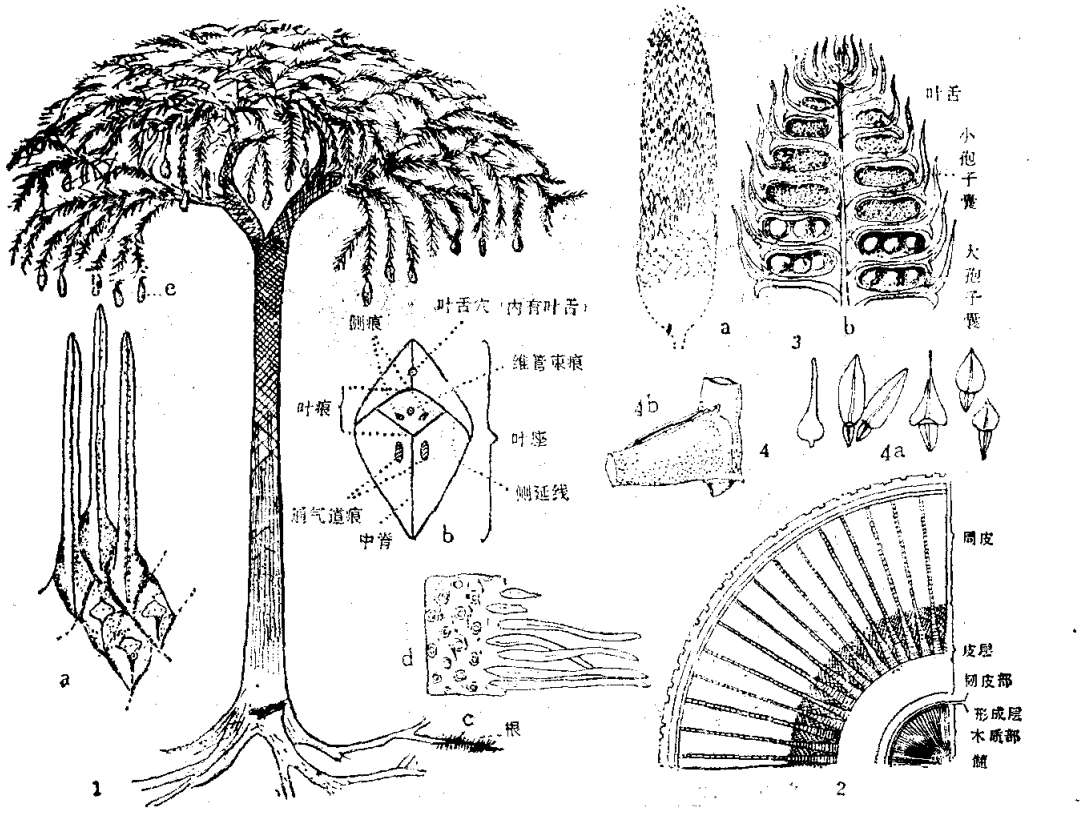


图 18—11 *Lepidodendron*综合图

1—植物体复原图 a—叶在茎枝上的着生状态；b——个叶座的放大及其各部名称；c—根座在地下二歧分枝的匍匐分布状态；d—根座 *Stigmaria* 示根痕及根；e—着生于枝末端的*Lepidostrobus*（转引自《中国古生代植物》,1974）。2—鳞木茎的横切面；示小的中柱和占大部分面积的周皮、皮层(据Hirmer，1927)。3—*Lepidostrobus* a—外形，b—纵切面（引自《中国古生代植物》，1974）。4 a—*Lepidostrobophyllum* 形状（据斯行健，1953），4 b—*Lepidocarpon*（据 Phillips，1979）

肋木目是一类绝灭植物，始现于早三叠世，植物体小，不分枝。典型代表是*Pleuromeia*（肋木）（图18—14），其植物体外形似小型的 *Sigillaria*，茎高仅 0.5—2m，肉质，基部具锚状根托。叶线形或披针形，基部迅速膨大，叶脱落后在茎表面留下唇形叶痕，具1—2个束痕。孢子叶穗大，着生于茎顶端，孢子叶倒卵形，圆形，具清楚的边缘，是鉴别属种的重要特征。*Pleuromeia*广布于全球的下、中三叠统。

（五）生态环境、起源和演化

现代石松植物绝大多数为喜阴湿的草本，而在晚古生代，除了初期发展阶段以草本为主外，自晚泥盆世起小乔木就开始普通发育。至石炭纪，在当时的热带区以高达几十米的乔木为主，在暖湿的海滨低地或沼泽中，以发达平展的根座固着，茎表面通气组织发育。温带区的乔木，相对个体小。晚石炭世至二叠纪，地壳表面干旱环境渐增，鳞木目中 *Sigillaria* 类型表现为茎相对粗短而分枝减少，中柱进化。中生代早、中三叠世普遍干旱气候环境下，残留的木本石松 *Pleuromeia* 旱生结构明显，植物体越向简化方向发展，茎干粗短，肉质、不分枝，叶数目少而弱化，粗短肉质的根座，很可能除固着、吸收外，并具储存作用。草本类型因生活周期短，可塑性强能适应不同的环境，故中、新生代至现代石松植物门绝大多数为草本。

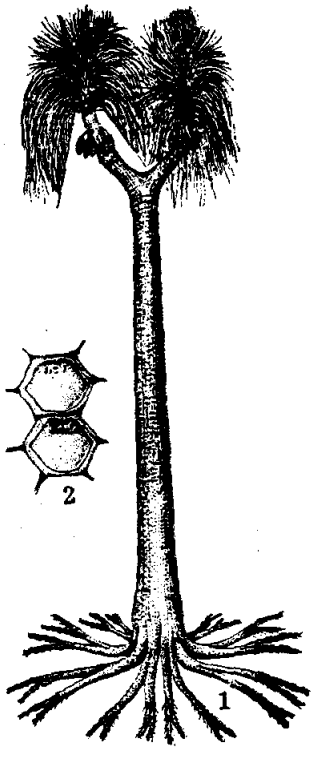


图 18—12 *Sigillaria elegans* Brongn
1—植物体复原图；2—叶座形态，呈直行排列
（引自 Stewart, 1983）

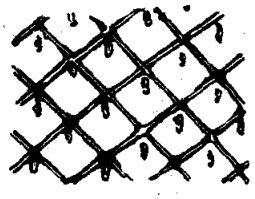


图 18—13 *Leptophloeum rhombicum* Dawson
（据斯行健，1954）

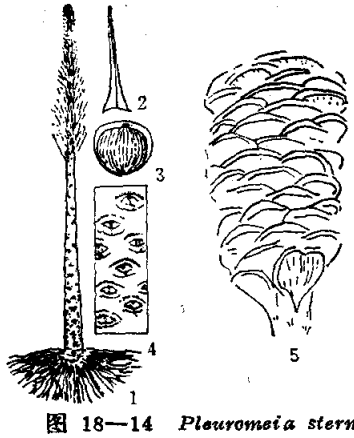


图 18—14 *Pleuromeia sternbergii* Corda
1—植物体复原图；2—叶；3—孢子叶；4—具叶痕的茎干表面；5—孢子叶穗
（1—4，引自Takhtajan, 1955；
5—据王自强，1982）

石松植物门的起源可能与原蕨植物门的工蕨类型植物有关。

七、节蕨植物门(Arthrophyta)或楔叶植物门(Sphenophyta)

（一）一般特征

节蕨植物门与石松植物门平行演化，始现于早、中泥盆世，石炭纪至二叠纪为全盛时期，遍及全球，有乔木、草本和小型藤本各种生活型。中生代只有草本的木贼目，早白垩世后更趋衰微，现代仅存木贼（*Equisetum*）一属约 25 种。

本门最明显的特征是茎单轴式分枝，明显地分为节和节间，节间上有纵脊和纵沟，枝和叶都自节部伸出。单叶、小、轮状排列。原生中柱或管状中柱，后者常具大的髓腔。原生木质部处有脊管是本门的解剖特征。孢子囊着生在孢囊柄上（由一短柄和盾形片构之伞状物）并聚成孢子囊穗。绝大部分同孢。例如现代Equisetum（木贼）（图18—15）。

节蕨植物门通常分为 4 个目，即歧叶目（Hyeniales）、羽歧叶目(Pseudoborniales)（略）、楔叶目（Sphenophyllales）和木贼目（Equisetales）。前 3 目皆为绝灭植物。

（二）歧叶目（Hyeniales）

本目为最原始的节蕨植物，已知代表有 *Hyenia*（歧叶）（图 18—16），产于中、晚泥

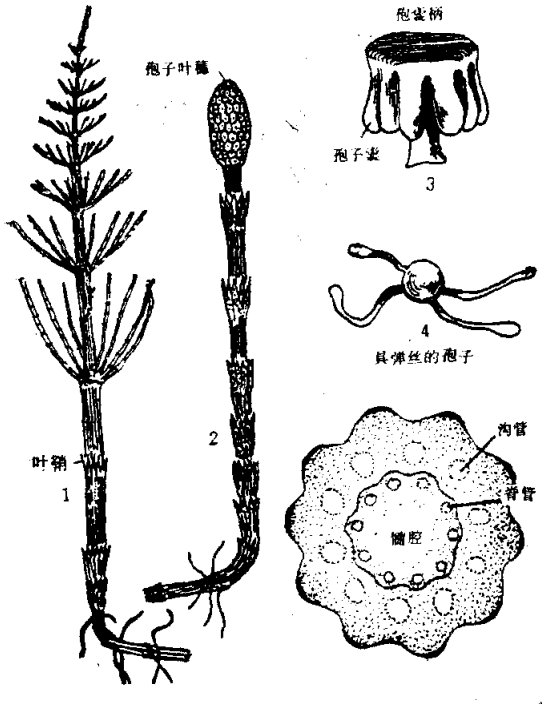


图 18—15 *Equisetum Linne*
1—营养茎；2—生殖茎；3—孢子叶；4—孢子；5—*E. internode* 茎横切面
（1—4，引自《古植物学附孢粉分析，1964；5—引自Stewart，1983）

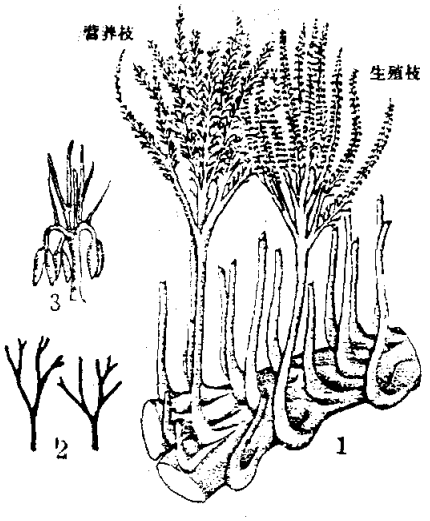


图 18—16 *Hyenia elegans* Kr. et Weyl.，
1—复原图，示营养枝（左）和生殖枝（右）；2—叶；3—孢子囊柄的放大
（引自 Stewart，1983）

盆世。具粗的二歧分枝的根状茎和直立茎。叶由二歧分叉的小枝扁化组成，螺旋状或假轮状排列。生殖枝上有向下弯的小枝，每个小枝上有一对孢子囊。

（三）楔叶目（Sphenophyllales）

楔叶目始现于晚泥盆世，晚石炭世至早二叠世极盛，二叠纪晚期衰退，中生代三叠纪偶有残存。

本目是一类植物体较小的木质藤本或草本植物。茎细长，通常直径不大于 5 mm。茎解剖为星状原生中柱（图18—17，3）。

最常见的化石是带叶小枝，称为 *Sphenophyllum*（楔叶），每轮叶的数目为 3 的倍数，通常为 6 枚。每枚叶的基部收缩成楔形，扇形脉。等叶型或呈三对型排列（图18—17，5，7）。孢子叶穗称为 *Bowmanites*（楔叶穗）（图 18—17，1，2），大小、形式多样化。

（四）木贼目（Equisetales）

木贼目是节蕨植物门中最大的一类，乔木、灌木或草本。茎、枝的节间表面有明显或不明显的纵沟和纵肋，茎中央具大的髓腔。小枝上轮生单叶、单脉、叶基部彼此分离、部分连合或全部连合成叶鞘。孢子叶穗具不育苞片或无。

古生代乔木状的木贼目，各器官通常分散保存，故常分别命名为各种形态属。茎干化石最常见的类型为髓腔充填泥沙固结而形成的髓核（髓模），其节间表面也有纵沟与纵肋，是反映髓腔周围原生木质部和射髓两者硬、软相间排列的特征（图18—18）。相邻两节间上的纵肋、纵沟有直通、半错位或全错位等形式，反映其维管束在节部分股后另组合的分布

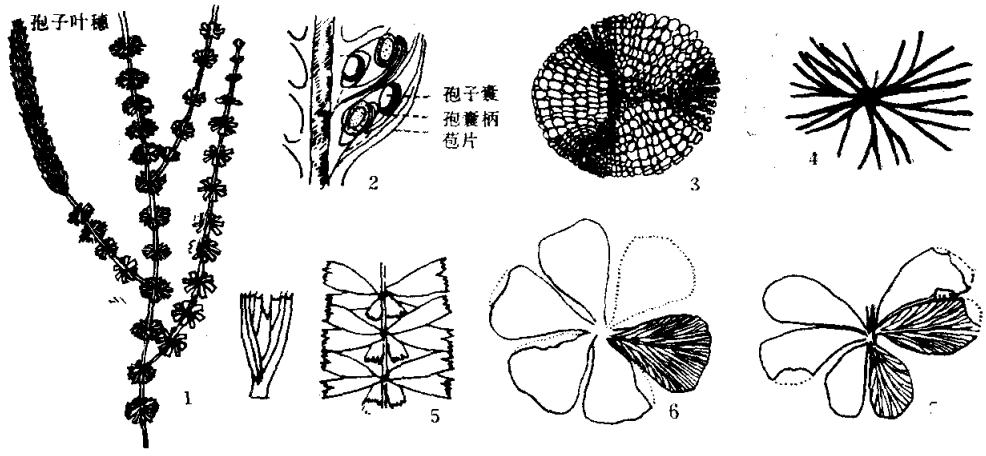


图 18—17 *Sphenophyllum* Koenig 综合图

1—楔叶植物体复原图 *S. cuneifolium* Sternb.，（引自 Stur）；2—楔叶穗纵切面（据 Hirmer，1927）；3—楔叶茎横切面，示三角形原生中柱，（据Scott）；4—*S. tenerrimum* Ett.，C_1-C_2^1；5—*S. oblogifolium* (Germ. et Kanlf.) Ung.，C_2^3—P_1(据Hirmer)；6—*S. minor* (Sterg.) Gu et Zhi，C_2^3—P_1(据Halle)；7—*S. sino-coreanum* Yabe，P_1^2—P_2（据Halle）

状况，这些特征亦为分属的依据。在髓模的节部有枝迹（图 18—19，1）为次一级维管束分出的痕迹，节间纵肋上部有节下痕（图18—20，2），为通气软组织痕迹。茎表面的节部有枝痕、叶痕（图18—18）。

木贼目包括木本的古芦木、芦木和草本的木贼类，它们的形态、结构相似，表明系统上相关。

1. *Archaeocalamites*（古芦木）（图18—19） 广布于世界各地早石炭世。小乔木，分

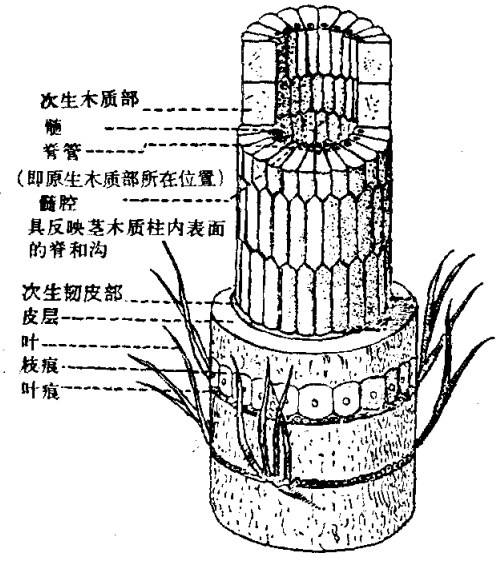


图 18—18 芦木茎的结构
（据Boureau，1964）

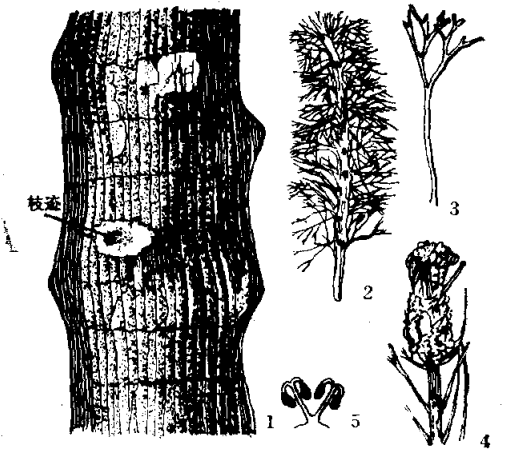


图 18—19 *Archaeocalamites scrobiculatus* (Schloth.) Sew.

1—茎髓模；2—具叶小枝；3——枚分叉的叶；4—孢子叶穗；5—孢子囊柄
（引自 Hirmer，1927）

枝少，叶细长，多次二歧分叉。髓核表面纵肋、纵沟在节部直通。

2．*Calamites*（芦木）　是一个广义的属名，既是代表茎的髓模化石属名（图18—20，1，2）又是芦木植物体的总称。植物体为高自10—30m的乔木，具横卧根状茎和直立气生茎。外形与现代木贼相似。茎的髓模化石表面纵肋和纵沟在节部大多数是错位的（图18—20，2）。

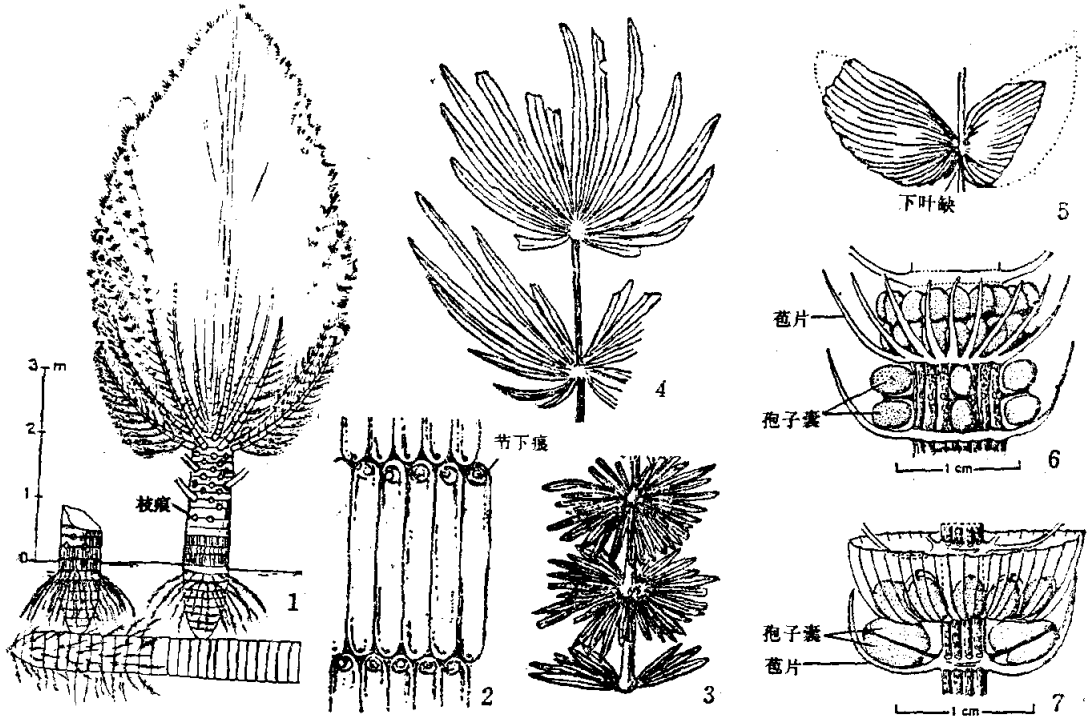


图 18—20　芦木的茎、叶、生殖器官形态属

1—*Calamites*（*Crucicalamites*）十字芦木亚属复原图（据 Boureau，1964）；2—*Calamites Suckowii* Brongn.，C_2^2—P_1；3—*Annularia stellata*（Schloth.）Wood，C_2^2—P_1；4—*Lobatannularia ensifolia*（Halle）Halle，P_1^2（3，4据Halle，1927）；5—*L. multifolia* Kon'no et Asama，P_2（据《中国古生代植物》）；6—*Palaeostachya aperta*；7—*Calamostachys longibracteata*（6—7引自Foster et Gifford，1974）

芦木型的叶子线形、条形，轮状着生于末级枝或末二级枝的节部。单脉。大都与茎化石类型不能相对应，仅据叶子与枝着生关系而命名。如*Annularia*（轮叶）（图18—20，3），*Lobatannularia*（瓣轮叶）（图 18—20，4，5）。芦木的孢子叶穗，常见有 *Calamostachys*（芦孢穗）和*Palaeostachya*（古芦穗）（图18—20，6，7）。

3．草本木贼类　它们绝大多数保存具外部形态的压型或印痕化石。*Equisetites*（拟木贼）（图18—21，2）的形态与*Equisetum*极相似。盛于中生代早期的 *Neocalamites*（图18—21，3）茎干外模似*Calamites*，但纵肋、纵沟很细，无节下痕。温带区的*Schizoneura*（裂鞘叶）和*Phyllotheca*（杯叶）（图18—21，4、1）每轮叶下部多少彼此联合。

（五）生态环境、起源和演化

节蕨门始现期多为草本。石炭、二叠纪极盛期，生活型多样化。其中乔木状木贼目是沼泽森林的主要组成之一，管状中柱、茎中央的大髓腔、贯穿射髓的通气组织和平铺的根

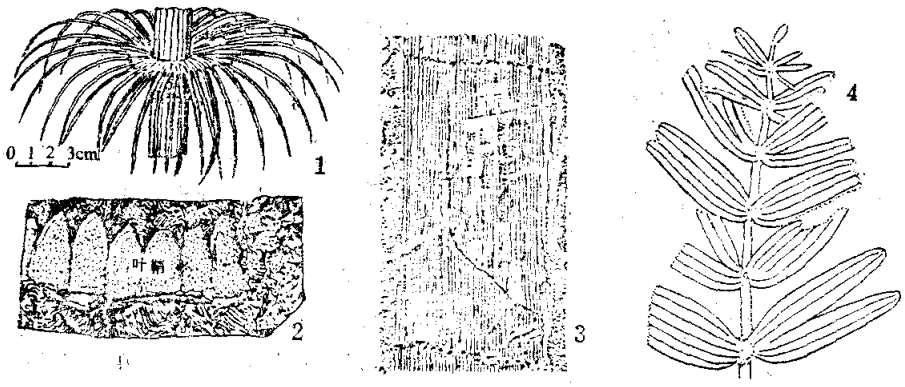


图 18—21 草本木贼目的化石代表

1—*Phyllotheca equisetioides* Schmalhausen, P_2; 2—*Equisetites sthenoolon* Sze, T_3; 3—*Neocalamites carreri* (Zeiller) Halle 茎的一段，示细的纵肋、纵沟和叶痕，T_3—J_1; 4—*Schizoneura manchuriensis* Kon'no, P_2

(1，4，引自 Bourcau，1964；2，据斯行健，1956；3，据陈芬等，1986)

状茎都表明它们适应于热带区的暖湿环境。草本木贼目早石炭世就出现于北半球的温带区，在二叠纪逐步替代乔木型木贼目。楔叶目是暖湿环境林下层攀援植物。

木贼目和楔叶目都具孢子囊柄的特征与歧叶目 *Hyenia* 的孢子囊着生于下弯小枝顶端有起源上的联系。节蕨门茎的结构和叶形态变异在其发展史中具一定的规律性：1.茎髓模节间部分的纵肋、纵沟在节部由直通、半错位到全部相错位，与茎解剖中原生木质部在节部的特征一致；2.叶逐渐简化，木贼目 *Archaeocalamites*(C_1)的叶多次二歧式分叉，*Annularia*, *Asterophyllites*(C_2^1始) 的叶不分叉，*Lobatannularia*(P)相邻叶由不连合、连合程度渐增至几乎全部连合，*Schizoneura*、*Phyllotheca* 每个叶轮的叶部分连合为包围茎的叶鞘，中生代至现代的 *Equisetites* 和 *Equisetum* 则全部连合为叶鞘，楔叶目 *Sphenophyllum* 的叶同样具简化趋向。

八、真蕨植物门(Pteridophyta)

(一) 一般特征

现代生存的蕨类植物中数量最多的是真蕨门，它最突出的特征是有大型的羽状复叶，孢子囊不聚成穗而是单个或成群着生于叶的下表面（背面）。茎不发育，多数为根状茎，热带雨林区也有高达十数米的树蕨。多数为管状中柱至网状中柱，有叶隙，不具次生组织。

真蕨植物的叶很大，通常分化为叶柄和分裂的羽片，绝大多数为一次至多次羽状复叶，也有单叶或掌状分裂叶，总称为蕨叶，幼叶拳卷状。叶柄分裂方式与茎的分枝方式相似，以二歧合轴式及单轴式为主。由于叶体大，保存为化石时常不完整，不易确定蕨叶分裂次数，故通常以蕨叶的最小单位起始来计算羽次，羽状复叶各部分名称见(图 18—22)。

小羽片是鉴别蕨叶的最基本单位，其轮廓、基部、顶端和边缘都有很多种类型，不同的属种具体形态变化各有其特殊性。叶脉形式远较石松植物门、节蕨植物门多样化，以较原始的开放脉序为最多，如扇状脉、羽状脉，尤以后者最普遍。羽状脉的侧脉可有 1—2 级，侧脉不分叉或二歧式、二歧合轴式分叉一至多次。部分真蕨植物具有较进化的闭锁网

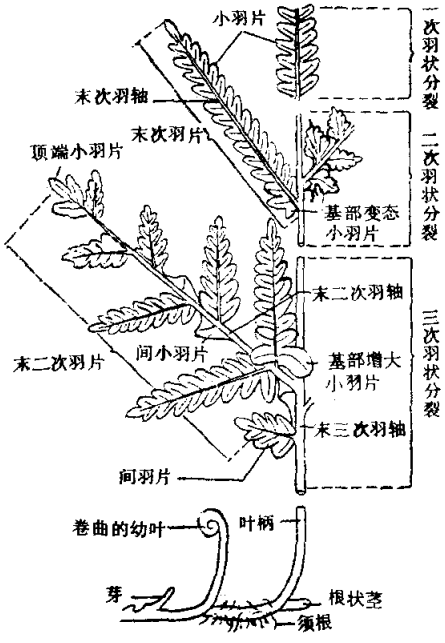


图 18—22 真蕨门或种子蕨门的蕨叶综合示意图

序即网状脉，有简单网脉和复杂网脉（图18—4,7、8）。

真蕨植物门的蕨叶与种子蕨植物门的蕨叶形态极为相似，当未发现生殖器官时几乎无法区别，常先据叶形态而建立形态属。

真蕨载有孢子囊的小羽片或羽片称为生殖叶或实羽片，生殖叶和营养叶的形态可以相同或不同。孢子单个地散生，聚集成囊群或聚合囊着生于叶的背面或叶边缘（图18—23）。聚合囊为多个孢子囊聚在一起，彼此有部分互相连接如：*Marattia*（合囊蕨）（图 18—23,4 a、b），是较原始的类型。孢子囊群则是较进化的类型，孢子囊之间分离，仅囊柄相连合。囊群盖有或无，（图18—23,3）。

孢子囊的壁由单层或多层细胞组成，为分纲的依据。薄囊蕨纲的孢子囊发育一列特殊的、促使孢子开裂的厚壁细胞，称为环带，着生位置不同（图 18—24），是分科的依据。

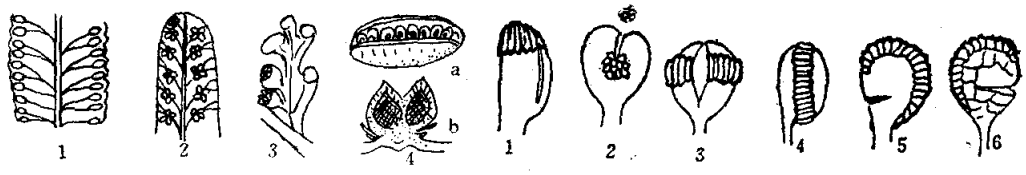


图 18—23 聚合囊或囊群的分布和形态
1—聚合囊位于叶近边缘处；2—囊群位于侧脉分叉处；3—囊群位于叶脉顶端；有杯状囊群盖；4—聚合囊(*Marattia*)，a—正面视；b—纵切面观

图 18—24 真蕨孢子囊环带类型
1—海金沙科，环带顶生；2—紫萁科，环带侧生；3—里白科，环带腰生；4—松叶蕨科，环带斜生；5—马通科，环带直生；6—水龙骨科，环带直生

（二）分类

本门分为三个纲：原始蕨纲、厚囊蕨纲和薄囊蕨纲。

1．原始蕨纲（Primofilicopsida） 本纲包括所有原始类型的已绝灭的真蕨植物。大都为介于原蕨门裸蕨目和真蕨门间的过渡类型，茎和叶的分化不明显，大多数是二歧分叉并不同程度扁化的叶状枝。孢子囊单个或成束着生于枝顶端，孢子囊壁厚，由数层细胞构成。泥盆纪至二叠纪。例如产于中泥盆统的*Pseudosporochnus*（瘤指蕨）（图18—25），为高近 3m的小树，具粗直的主茎，基部长小根，上部指状分出几个主枝，主枝又二歧分叉数次组成树冠，末级小枝几次二歧分叉成一平面或小枝顶端着生一对孢子囊。

2．厚囊蕨纲（Eusporangiatae） 孢子囊的壁由数层细胞构成，孢子囊无环带。同孢。

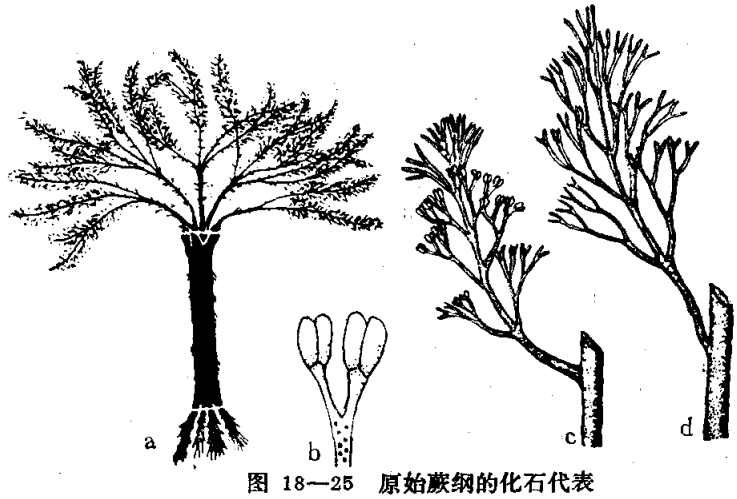


图 18—25　原始蕨纲的化石代表

Pseudosporochnus nadosus，a—复原图；b、c—生殖枝；d—营养枝

（a 引自Mayen，1987；b、c、d 引自Seuart，1983）

本纲中最发育的是莲座蕨目（Marattiales）。

现代的莲座蕨目主要生存于东南亚的热带雨林区，为多年生草本。古生代石炭二叠纪本目极盛，成高大树蕨状（图 18—26，1），并延续至三叠纪。中生代的莲座蕨目与现代一样为草本。

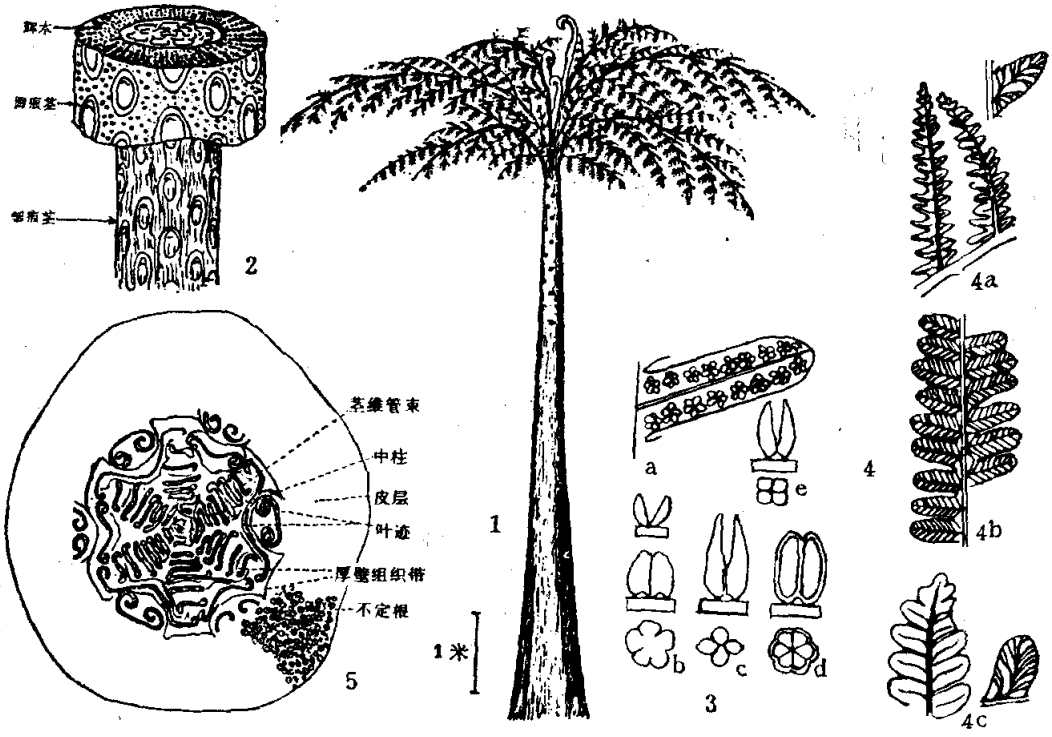


图 18—26　*Psaronius* 植物体各部分综合图

1—*Psaronius* sp.，树蕨状植物体；2—星囊蕨科树蕨茎干三种保存状态示意图；3—生殖叶，a—星囊在生殖羽片上的排列，b—星囊型，c—尖囊型，d—皱囊型，e—虫囊型；4—营养叶 *Pecopteris*（栉羊齿），a—*P. plumosa* (Artis) Brongn, C_2，b—*P.* (*Asterotheca*) *hemitilioides* Brongn, C_2—P，c—*P.* (*Asterotheca*) *orientalis* Schenk) Pot., P_1-P_2；5—*Psaronius* 茎的横切面

（1、2、3、4、5 均引自《中国古生代植物》）

（1）古生代莲座蕨目的树蕨常见的为 *Psaronius*（辉木），石化茎干的横切面显示为多环网状中柱（图18—26,5）树干印痕化石据保存部位分别称为 *Caulopteris*（蹄痕茎）和 *Ptychopteris*（皱痕茎）（图 18—26,2）。大型的羽状复叶通常归为形态属 *Pecopteris*（栉羊齿）（图18—26,4），实羽片上聚合囊形式各异可以分成若干自然属，如 *Asterotheca*（星囊蕨）、*Acitheca*（尖囊蕨）、*Scolecopteris*（虫囊蕨）（图 18—26,3）等。

（2）中生代莲座蕨目自晚三叠世至现代都有代表。孢子囊成行排列于侧脉两侧的不同位置。如 *Danaeopsis*（拟丹尼蕨）（图 18—27）和 *Bernoullia*（贝尔瑙蕨）（图 18—28）为中、晚三叠世重要分子。

3．薄囊蕨纲（Leptosporangioatae） 本纲共同特征为孢子囊壁仅一层细胞。孢子囊少数散生、绝大多数聚成孢子囊群，有或无囊群盖。重要的为真蕨目（Filicales），同孢，陆生，除少数在石炭、二叠纪已出现外，大多数在晚三叠世方兴起并繁盛，常见重要科如

图 18—27 *Danaeopsis fecunda* Halle
（据《中国中生代植物》）
1—蕨叶，示边缘网脉及基部邻脉（据黄枝高等）；2—示侧脉两旁孢子囊的排列；3—孢子囊放大，示纵沟（据《中国中生代植物》）

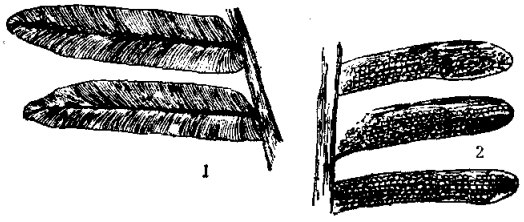


图 18—28 *Bernoullia zeilleri* Pan
（据斯行健）
1—营养羽片；2—生殖羽片

表 18—2

科	孢子囊及环带特征	植物体特征及环境	时 代	化石代表
紫萁科 Osmundaceae	环带原始，侧生，单个孢子囊布满叶背面	粗短茎，大型羽状复叶，热带、温带潮湿沼泽地	P—Rec. T—K_1	*Todites* 自然属 *Cladophlebis* 形态属
海金砂科 Schizaeaceae	环带帽状顶生，单个孢子囊位叶边缘或中脉两侧	根状茎，缠绕性叶，叶纤弱，各级羽轴及羽状脉序纤细，热带、亚热带潮湿环境	C—Rec. K_1	*Ruffordia* ***Klukia***
双扇蕨科 Dipteridaceae	环带直立，孢子囊群无囊群盖，位网脉孔内	根状茎，叶具长柄，柄顶二歧分叉，叶片或羽片均具重网脉序，热带、亚热带潮湿环境	T_3—Rec. T_3—J_1	*Dictyophyllum* *Clathropteris*
蚌壳蕨科 Dicksoniaceae	环带斜生，孢子囊群有杯状、双唇状的囊群盖，位叶边缘	高大树蕨，多次羽状复叶，小羽片楔羊齿型或枝脉蕨型，热带及南半球温带环境	J—Rec. J—K_1	*Coniopteris* *Acanthopteris*
水龙骨科 Polypodiaceae	环带直立，孢子囊群各种形式	根状茎，植物体纤小，单叶或各次羽状复叶，温带、亚热带和热带潮湿环境	J—Rec. K起盛	*Onychiopsis*

表18—2。重要属描述见实习图册。

（三）地史分布、生态环境及演化

真蕨门最早出现于中泥盆世，为原始蕨纲。石炭纪起大盛，以厚囊蕨纲莲座蕨目为主。中生代以薄囊蕨纲各科为主，很多延续至现代。新生代本门在植物界中仅占很次要地位。

现代真蕨植物约有三百余属、一万多种，广布于世界各地，以热带、亚热带暖湿地区最盛。石炭二叠纪时，树蕨型莲座蕨目繁盛，皮层中具发达的气生根，常与木贼目等喜湿植物共生，并可能为聚煤原始物料之一。绝大多数的真蕨植物属于森林下层的草本植物，形态多样化。

真蕨门起源于原蕨门裸蕨目，一般认为真蕨植物的大型叶是裸蕨目的分枝系统"扁化"发展而来（顶枝起源叶）。由于大型叶叶柄的维管束自中柱直接分出，使通向叶的运输机能增强，又因有叶隙，增加薄壁活细胞与木质部细胞间的接触面，使蕨叶能迅速得到充分的营养和水分而极为发育，其形态、结构的多样性反映它们能适应多种环境。故本门在石炭、二叠纪，中生代直到现代各有繁盛的类型。

九、前裸子植物门(Progymnospermophyta)

（一）一般特征

本门为绝灭植物类群，是兼具蕨类和裸子植物过渡特征的类型，目前只发现于中、下泥盆统。其基本特征为：（1）乔木，具复杂的枝系，末级枝有的呈三度空间、二歧分叉如戟状的小枝，有的扁化如叶状，有的则已形成真正的叶，并具扇状脉序；（2）具次生木质部，管胞壁上有成组的圆形具缘纹孔，为裸子植物的典型特征；（3）生殖器官仍为孢子囊，同孢，或已分化为大、小孢子囊。本门包括三个目：无脉树目 Aneurophytales，

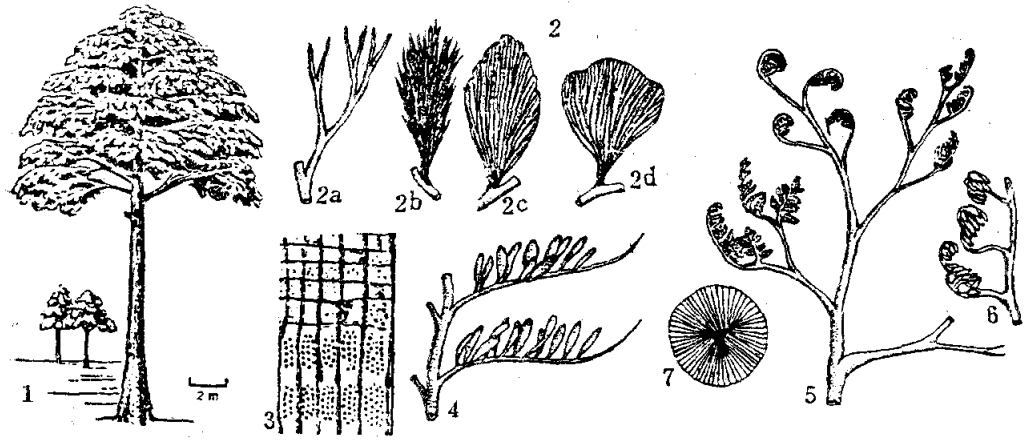


图 18—29　前裸子植物化石代表

1—*Archaeopteris* 复原图（据 Beck，1972）；2—*Archaeopteris* 叶的类型；2 a—*A. fissilis*；2 b—*A. macilenta*；2 c—*A. halliana*；2 d—*A. obtusa*（引自 Stewart，1983）；3—*Callixylon newberryi*（Daws.）Elk. et Wiel.；次生木质部径切面，示成组的具缘纹孔和横穿的髓线；4—*A. halliana* 具大、小孢子囊的生殖枝（据 Arnold，1939）；5—*Rellimia*（*Protopteridium*）*hostinense* 枝的上部；6—反曲的末级枝，顶端具孢子囊；7—茎横切面，示三肋状原生中柱

（6—8，引自 Stewart，1983）

古羊齿目 Archaeopteridales 和原始髓树目 Protopityales(略)。

(二) 无脉树目 (Aneurophytales)

本目是一组较古老的前裸子植物，出现于中、晚泥盆世。茎、枝具三肋状原生中柱，单轴式分枝，末级叶状枝呈三度空间排列，营养附属物二歧分叉呈圆柱状或扁化，无叶脉，孢子囊羽状排列，同孢。例如北半球中泥盆世的 *Rellimia*(=*Protopteridium*)（莱里米蕨=原始蕨）(图18—29,5,6,7)。

(三) 古羊齿目 (Archaeopteridales)

Archaeopteris (古羊齿) (图18—29,1—4) 是晚泥盆世在全世界广泛分布的植物，高大乔木，单轴式分枝并形成较大的叶状分枝系统，末级枝交互对生地着生具扇形脉的单叶。硅化的茎称为 *Callixylon*(美木)，具次生木质部，管胞有 1—3 排圆形的、成组的具缘纹孔，最似松柏植物 (图18—29,3)。本属有的种为异孢，大小孢子相差 2—10 倍。

前裸子植物各目的特征表明，它们是由孢子繁殖的蕨类植物向裸子植物进化的过渡类型。

十、种子蕨植物门(Pteridospermophyta)

(一) 一般特征

种子蕨植物门是古老的裸子植物，始现于晚泥盆世，石炭纪至二叠纪极盛，晚二叠世衰退，少数延续至中生代，可能至晚白垩世绝灭，此类群的植物体绝大多数不很大，灌木、藤本，也有的为树蕨状。管状至多体中柱，与真蕨植物不同的是有较薄的次生组织，但髓部发育，又与苏铁植物相似，曾名为苏铁羊齿类 (Cycadofilices)。本门最常见的化石是叶部，大多数为大型羽状复叶，形态与真蕨门的蕨叶几乎无法区别，不同的是生殖叶

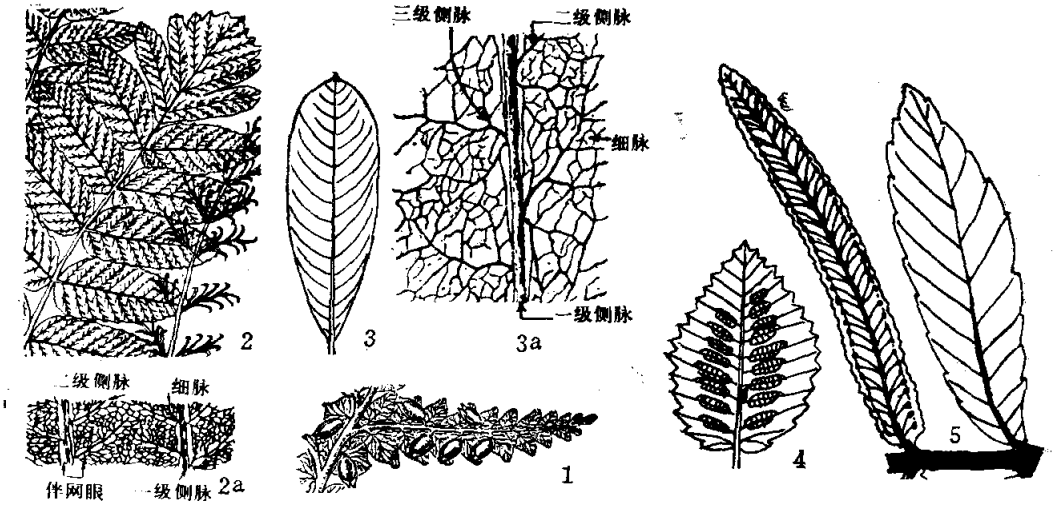


图 18—30 大羽羊齿目综合图

1—*Emplectopteris triangularis* 种子着生在末次羽轴上；2—*Gigantonoclea hallei* 蕨叶复原图，具攀援的钩状构造，2a—示单网脉序；3—*Gigantopteris nicotianaefolia* 叶的形状，3a—示重网脉序；4—*Gigantotheca paradoxa* 具雄性小孢子聚合囊的叶；5—*Gigantonomia fukiensis* 种子沿羽片边缘着生

(1、2—据 Halle；3—据《中国古生代植物》；4、5—据李星学、姚兆奇)

上长有种子，故名。此外，蕨叶下部或顶端常二歧分叉；有的常有间小羽片；叶膜的角质层较厚。

（二）分类

在古生代、中生代地层中都曾发现过一些叶、茎、种子和花粉囊等器官，因而依植物体彼此间较为清楚的关系而建立若干目，如古生代有皱羊齿目（Lyginopteridales）、髓木目（Medullosales）、舌羊齿目（Glossopteridales）和大羽羊齿目（Gigantopteridales）（图18—30）等；中生代有盾形种子目（Peltaspermales）（图18—31，1）、盔形种子目

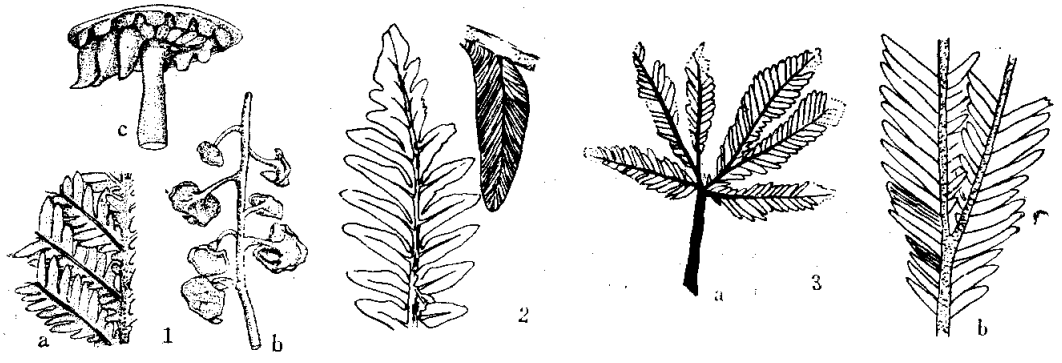


图 18—31　中生代种子蕨

1—盾状种子目，1 a—*Lepidopteris* sp.，蕨叶，T_3；1 b—大孢子叶枝；1 c—盾状盘悬挂若干种子（引自Setwart，1983）；2—*Thinnfeldia rhomboidalis* Ettimgshawsen（据 Potonic et Gothan），T_3—$J_1^?$；3—*Ptilozamites chinensis* Hsü；a—多个羽片掌状着生；b—示羽片二分叉，羽轴表面具细瘤，T_3^3（据周统顺）

（Corystospermales）和开通目（Caytoniales）等。但绝大多数古生代的蕨形叶，由于生殖器官化石缺乏，无法确定其自然分类位置，因此常采用形态分类，即依据蕨形叶的形状、脉序型式、小叶与轴的关系等特征建立形态分类及形态属，分为很多种蕨形叶类类型（图 18—32），常见的有：扇羊齿 Rhacopteris 型（小羽片菱形、楔形，扇状脉）；楔羊齿 Sphenopteris 型（小羽片边缘分裂，基部收缩，纤弱羽状脉）；栉羊齿Pecopteris 型（小羽片椭圆形，基部全部附着于轴，羽状脉）；脉羊齿 Neuropteris 型（小羽片基部收缩成心形，以一点附着于轴，羽状脉，中脉不达顶端即消散）；座延羊齿 Alethopteris 型（小羽片基部下延，具邻脉）；带羊齿 Taeniopteris 型（带状叶或小羽片，中脉粗直，侧脉与中脉夹角大）。

图 18—32　蕨形叶类型

（引自《中国古生代植物》，1974）

真蕨和种子蕨植物的蕨型叶是植物体的重要组成部分，其形态、结构多种多样，有些特征如脉序，在地层中出现的顺序还反映出一定的演化趋向，因此蕨形叶的形态

表 18—3 古生代蕨形叶形态分类

类 别	特 征	代 表 属	时 代
1. Triphyllopterids 三裂羊齿类	小羽片基部收缩，扇状脉	*Cardiopteridium* 准心羊齿 *Triphyllopteris* 三裂羊齿	D_3—P，以 C_1 最盛 种子蕨门
2. Sphenopterids 楔羊齿类	小羽片一般小，边缘分裂，基部收缩，羽状脉纤弱	*Sphenopteris* 楔羊齿 *Rhodeopteridium* 针羊齿	P_2—Mz，C—P最盛 种子蕨门，真蕨门
3. Pecopterids 栉羊齿类	小羽片两边平行，顶端钝圆，基部全部附着于羽轴，羽状脉。少数不裂成小羽片	*Pecopteris* 栉羊齿 *Fascipteris* 束羊齿 *Cladophlebis* 枝脉蕨	C—P，Mz。 绝大部分为真蕨门， 少数属种子蕨门
4. Neuropterids 脉羊齿类	小羽片基部收缩成心形，以一点附着于轴，羽状脉，单网脉，中脉不达顶端即消散	*Neuropteris* 脉羊齿 *Linopteris* 网羊齿	C_1—P_2，C_2 最盛。 种子蕨门髓木目
5. Alethopterids 座延羊齿类	小羽片形状似栉羊齿，但基部多少下延，有邻脉，羽状脉或单网脉	*Alethopteris* 座延羊齿 *Compsopteris* 蕉羊齿[附]	C_2—P_1 种子蕨门髓木目
6. Odontopterids 齿羊齿类	小羽片基部下延，全缘或具裂齿，扇状脉。叶轴二歧分叉	*Odontopteris* 齿羊齿	C_2—P_1， 种子蕨门髓木目
7. Callipterids 美羊齿类	小羽片栉羊齿型，楔羊齿型或座延羊齿型，具间小羽片。羽状脉或单网脉	*Callipteris* 美羊齿 *Callipteridium* 准美羊齿 *Emplectopteridium* 准织羊齿	C_2—P，P_1 最盛。 部分属种子蕨门 盾籽目
8. Mariopterids 畸羊齿类	叶轴常二歧分叉，羽片基部下行的小羽片成两瓣状。小羽片形态变化大，栉羊齿型，楔羊齿型等	*Mariopteris* 畸羊齿	C_2—P，C_2 最盛。 种子蕨门
9. Gigantopterids 大羽羊齿类	叶或小羽片大，第二、三次或四次脉结成单网或重网，少数羽状脉	*Emplectopteris* 织羊齿 *Gigantonoclea* 单网羊齿 *Gigantopteris* 大羽羊齿 *Cathaysiopteris* 华夏羊齿	P_1—T_1，P 最盛， 种子蕨门
10. Taeniopterids 带羊齿类	单叶，少数一次羽状，带形，中脉粗，侧脉与中脉夹角大	*Taeniopteris* 带羊齿	P—K，种子蕨门，真蕨门或苏铁门
11. Glossopterids 舌羊齿类	单叶，具中脉或无，侧脉结成简单网	*Glossopteris* 舌羊齿 *Gangamopteris* 恒河羊齿	C_3—T_1，P 最盛， 种子蕨门

分类仍将相当长期地使用（表 18—3）。

（三）化石代表（图 18—33）

（四）起源和演化

种子蕨门由异孢的前裸子植物演化而来，中泥盆世的无脉蕨目可能是其祖先类型，晚泥盆世虽尚未发现过渡型的蕨叶代表，但至少在晚泥盆世已发现了最古老的种子。种子的形成最可能是：由大孢子数目减少到仅有一个大孢子发育的大孢子囊演化成珠心；包围在

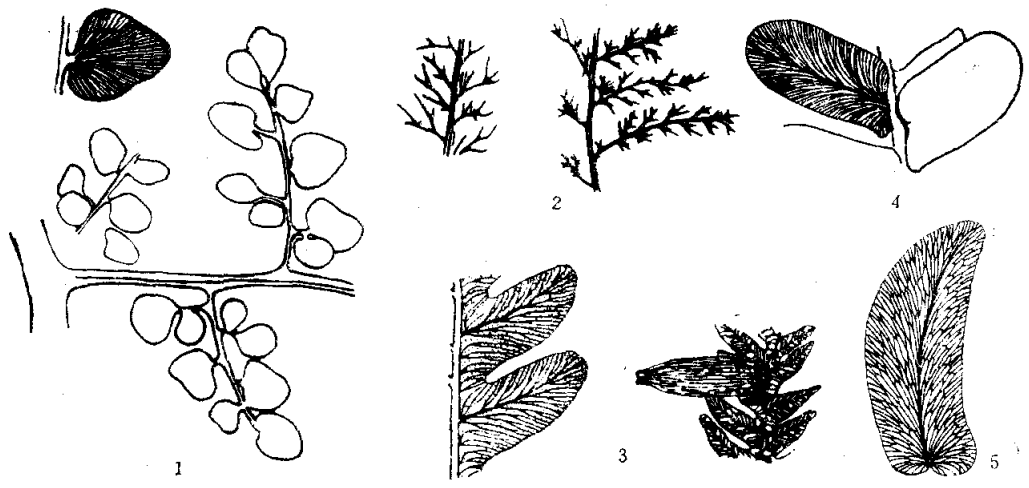


图 18—33 古生代种子蕨化石代表

1—*Cardiopteridium speisbergense*（铲羊齿）C_1（引自《中国古生代植物》）；2—*Rhodeopteridium*，左—*R. hsianghsiangensis*(Sze)，C_1，右—*R. chinghaiensis*(Sze)，C_2^1，（据斯行健）；3—*Alethopteris norinii* Halle（麻座延羊齿），P_1，右一种子着生于羽轴（据 Halle）；4—*Neuropteris ovata* Hoffm.，C_2—P_1；5—*Linopteris neuropteroides* var. maior（据 Gothan et Remy）

珠心外面的裂片由大部分分离，经缩短和联合最后形成包于珠心外的珠被，二者合称胚珠（图18—34,5）受精后即称为种子。由于有进化的胚珠和输导系统使种子蕨门在石炭、二叠纪与真蕨门同样繁盛的过程中曾一度占优势而急剧发展，因为包含着雌配子体的胚珠寄生于母孢子体上，它们对环境的适应性显然比真蕨植物门幼小而独立生活的配子体要强。但与进化的松柏门相比，种子蕨门的种子相当原始，至今其种子解剖极少见有代表幼植物体的胚，而且常与真蕨植物等共生于潮湿环境，推想其受精过程仍依赖水体。

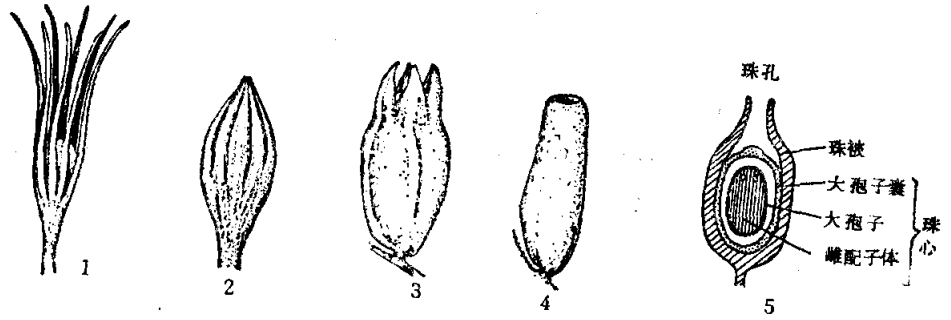


图 18—34 种子蕨种子的类型(说明珠被理论起源和系统发生上的发育)

(据 Andrews,1963)

1—大部分分离的裂片包围珠心；2—珠被裂片部分愈合；3—珠被仅在上端成为裂片状；4—不分裂的珠被；5—胚珠结构简图

种子蕨门的发展过程中，生殖器官进化的类型多种多样。脉序演化趋向由扇形脉(D_3—C_1）到羽状脉及单网脉（C_2 开始出现），甚至有与被子植物相似的重网脉（P），但本门的茎、叶、生殖器官等各部分发展水平不一致，它们仍仅能适应潮湿环境，故而在二叠纪晚期，当外界气候条件有大的改变时，同样不能适应而大大衰退，中生代仅少数类型生存。

十一、苏铁植物门(Cycadophyta)

（一）一般特征

苏铁植物门现代多数是粗矮的常绿木本植物，而化石苏铁常为细茎类型。很少分枝或不分枝。茎顶端丛生坚硬革质的一次羽状复叶或单叶。幼叶拳卷状，羽状分裂的裂片着生于羽轴两侧或羽轴腹面，大多数具平行脉、放射脉，个别单脉或网脉。生殖器官集成球花（孢子叶球）位于茎顶端，构造较复杂，两性或大多数是单性。茎解剖显示皮层和髓部发育而次生木质部很薄，和种子蕨相似。叶表皮角质层厚，气孔下陷。

本门可能自晚石炭世开始出现，二叠纪已较常见，晚三叠世到早白垩世为繁盛期，现代衰退，仅存 10 属，如 *Cycas*（铁树）（图 18—35，1、2）等，分布于热带、亚热带区。

（二）分类及化石代表

按照生殖器官和叶的解剖特征分为两纲三目（表 18—4）。

表 18—4

纲及目		生殖器官	叶表皮细胞结构	时代
本内苏铁纲 Bennettiopsida 或称拟苏铁纲 Cycadeoidopsida		雌雄同株，“花”（孢子叶球）两性，有雄蕊和雌蕊（图 18—35,3）	表皮细胞壁弯曲，气孔器连唇式（图 18—35,2b）	T_3—K_1
苏铁纲 Cycadopsida	尼尔桑目 Nilssoniales	雌雄异株，孢子叶球单性，大孢子叶盾形，种子悬生。	表皮细胞壁直，气孔器单唇式(图 18—35,2a)	C—K_2 M_2盛
	苏铁目 Cycadales	雌雄异株，孢子叶球单性，大孢子叶上胚珠生于叶边缘(图18—35,1c)	同上	C—Rec. M_2盛

注：1．连唇式气孔器—气孔器母细胞分裂二次形成中央两个保卫细胞，和二侧二个副卫细胞。

2．单唇式气孔器—气孔器母细胞分裂一次形成两个保卫细胞，周围的副卫细胞直接由表皮细胞所形成。

苏铁门各纲在地层中经常见到的大多是叶的印痕化石，单凭叶的外部形态，不易归入自然分类，常常根据叶形态先建立形态属名，再根据表皮细胞结构归入自然分类。

最常见的苏铁叶化石有 *Pterophyllum*（侧羽叶）、*Nilssonia*（尼尔桑）、*Ptilophyllum*（毛羽叶）、*Otozamites*(耳羽片）和*Anthrophyopsis*（大网羽叶）等。

（三）起源及演化

苏铁门由种子蕨门演化而来，两者都具大型羽状复叶；苏铁门的茎解剖特征与种子蕨门的髓木目相近；北美晚石炭世地层中曾发现胚珠着生在带羊齿型大孢子叶边缘的种子蕨植物，早二叠世北美和中国都已发现胚珠着生于带羊齿型大孢子叶下部叶柄上的苏铁植物（图 18—35，5），现代苏铁植物中的 *Cycas*，其大孢子叶呈羽状半裂，胚珠着生在叶柄部位，反映了苏铁植物门祖先类型生殖叶的原始特征，因此，从大孢子叶的演变表明苏铁门与种子蕨门的关系密切。

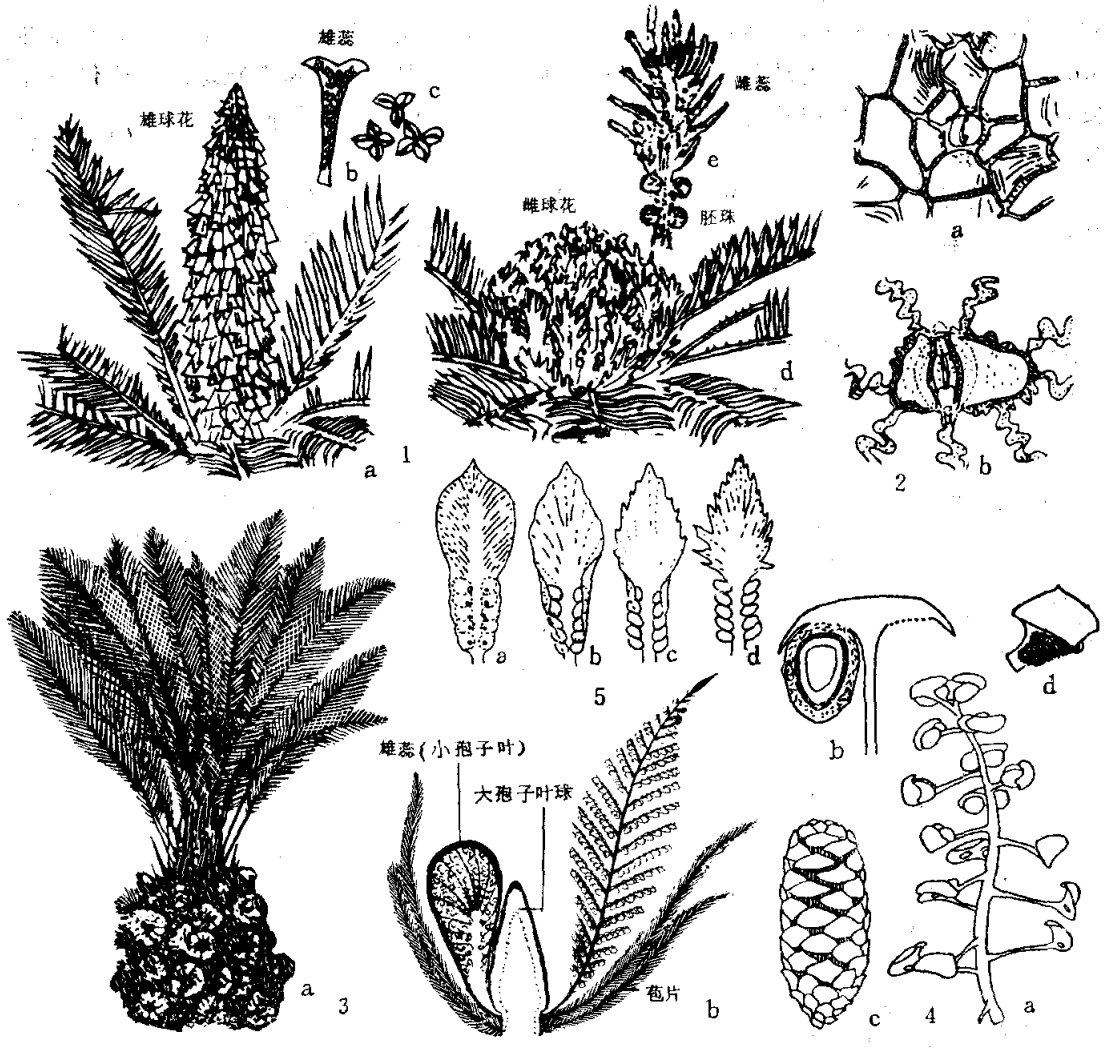


图 18—35 苏铁门各目叶表皮细胞结构和生殖器官

1—苏铁目 *Cycas revoluta* Thunb.（苏铁），a—雄株，顶端着生一个棒状雄球花（小孢子叶球）；b—雄蕊（小孢子叶）的背面，其上着生很多花粉囊（小孢子囊）；c—几群小孢子囊；d—雌株，顶端着生雌球花（大孢子叶球），由许多大孢子叶（心皮）组成；e——枚大孢子叶（雌蕊或心皮），上部羽状半裂，下部两侧生有胚球（成熟后即为种子）；（据 Weier 改绘）；2—表皮细胞结构，a—苏铁纲，表皮细胞直单唇型气孔器；b—本内苏铁纲，表皮细胞弯曲，连唇型气孔器；3—本内苏铁纲，3a—*Cycadeoidea*(*Bennetites*)（拟苏铁或本内苏铁）植物体复原图；3b—*Cycadeoidea* 的孢子叶球纵切面（据Wieland, Hirmer）；4—尼尔桑目，a—伸长的大孢子叶球 *Beania gracilis* Carr.；b——个大孢子叶纵切面表示种子；c—雄性的小孢子叶球；*Androstrobus manis*. Harris；d——个小孢子叶，下表面有小孢子囊（据 Harris）；5—苏铁型大孢子叶的系统发生复原示意图；a—*Archaeocycas* 大孢子叶，部分叶片包围种子；b、c—假设的中间类型，表示孢子叶下部逐渐退化；d—现代苏铁的大孢子叶，具羽状半裂叶片和着生在叶片基部的胚珠（据 Mamay，1964）

十二、银杏植物门(Ginkgophyta)

（一）一般特征

现代银杏为高达 30 余米的乔木。单轴式分枝，有长、短枝之分。茎解剖为真中柱，次生木质部发达而皮部和髓不发育。单叶，具长柄，扇形。扇状脉，双叶迹。当年生幼枝或植

株下部的叶 1—2 次分裂，反映其祖先类型叶的形态，即进化异叶性（图 18—36,2）。雌雄异株，生殖器官成单性的球花（孢子叶球），雌花着生于枝顶端有两个胚珠，通常仅一个发育成种子，古老类型雌花上胚珠数目多。成熟的种子去掉种皮后外形似杏，具白色中种皮，故名银杏。

本门始现于晚古生代，较可靠的记录是自二叠纪起，至中生代，尤其是侏罗纪和早白垩世达到极盛阶段，分布区广，几乎遍及全球，早白垩世晚期突然衰退，第三纪晚期地理

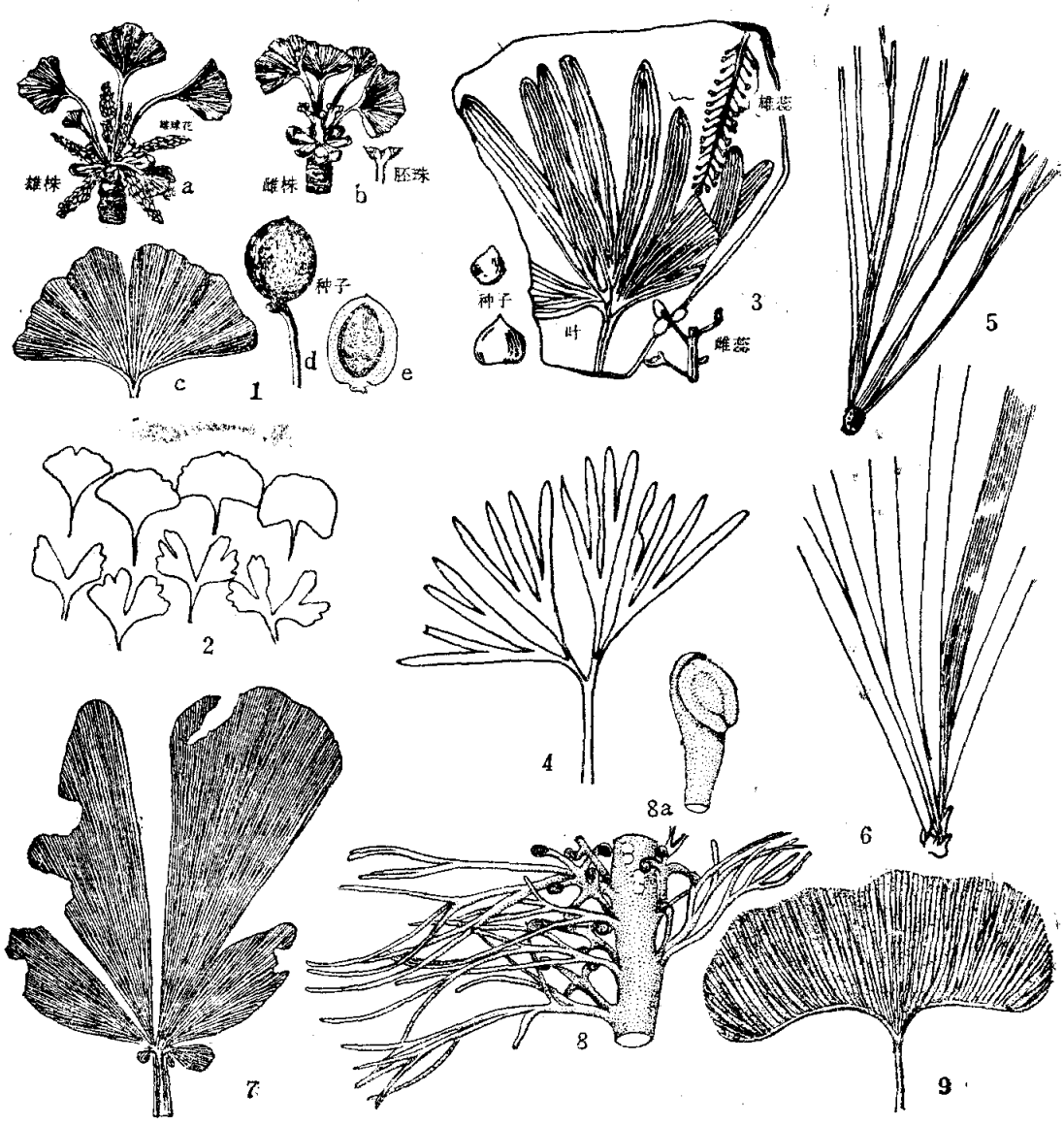


图 18—36 银杏门综合图

1—现代银杏 *Ginkgo biloba*（据魏斯垣）；2—现代银杏的进化异叶性；3—*Ginkgoites sibiricus* Heer, J—K_1（据 Heer）；4—*Baiera concinna*(Heer)Kawasakii, J—K_1；5—*Czekanowskia rigida* Heer, J—K_1；6—*Phoenicopsis speciosa* Heer, T_3—K_1(据Heer)；7—*Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh. P_2(据Schmalhausen)；8—*Trichopitys heteromorpha* Florin, 8a—倒生胚株，P_1（据 Florin）；9—*Sapotaea nervosa* Halle, P_1^2(据 Halle)

分布已缩小，至现代仅存一属一种即 *Ginkgo biloba*（银杏），分布于我国及日本，为孑遗的活化石。

（二）分类及化石代表

银杏植物一般分为银杏目（Ginkgoales）和茨康叶目（Czekanowskiales）。银杏目的叶具柄，叶不同程度地两歧式分裂，如 *Ginkgo*（银杏）、*Ginkgoites*（似银杏）和 *Baiera*（拜拉）（图 18—36，1、3、4）主要繁盛于中生代。早二叠世的 *Trichopitys*（毛状叶）也属于银杏目。茨康叶目的叶线形或舌形，无明确叶柄，成束簇生于短枝上（图 18—36，5、6）如 *Czekanowskia*（茨康叶）、*Phoenicopsis*（拟刺葵）等，晚三叠世至早白垩世。二叠纪还有些扇形叶化石，形态及脉序多少和银杏植物相似，也暂归本门，如 *Rhipidopsis*（扇叶）（图 18—36，7），*Sapotea*（铲叶）（图 18—36，9）等。

（三）生态环境和演化

现代银杏是典型的温带落叶乔木。然而，在地史时期，它们却首先出现于热带或亚热带区的植物群中，如我国华北二叠系中发现有 *Ginkgoites* 和 *Sphenobaiera*。中生代则广泛分布于全球的热带或暖温带区，是重要的成煤植物。

根据生殖器官的研究比较，一般认为 *Trichopitys* 是银杏植物最早而可靠的先驱类型。银杏植物的茎、叶结构与松柏门的科达纲相近，它们可能共同起源于前裸子植物。有的学者则认为银杏植物与种子蕨植物存在分类学上的联系。

银杏植物的演化趋向表现在叶的外形由分裂较多、较深向简化方向发展。雌雄生殖器官的胚珠和花粉囊数目也逐步简化。

十三、松柏植物门（Coniferophyta）

在裸子植物中，本门属分枝系统发育而叶小的形态演进路线。植物体为多分枝的乔木或灌木，次生木质部中薄壁细胞少，致密。管胞内壁上有具缘纹孔。单叶呈螺旋形排列。雌雄同株或异株，球果单性。包括科达纲和松柏纲。

（一）科达纲（Cordaitopsida）

本纲属绝灭植物，植物体为树干直径不超过 1m 的细高乔木，茎干基部有的有高位支持根（图 18—37，1）。树干上部多分枝，组成较大的树冠。它们的生活环境较广，或生活于郁闭的沼泽森林，或在沿海和河口湾低地。单叶，螺旋状着生于枝。叶通常名为 *Cordaites*（科达）（图 18—37，2），无柄，带形至舌形，大小不一，长者可达 1m，短者仅几厘米，平行叶脉，在两条叶脉之间夹有细而密的脉间纹。茎干具管状中柱。皮部厚，髓部大，由于髓部薄壁细胞分裂不连续，保存为髓模化石时其表面具横列粗纹，称为 *Artisia*（髓模）（图 18—37，4，5）。次生木质部亦较发育，故其茎解剖特征介于前裸子植物门和松柏纲之间，有古松柏之称。生殖器官成单性的孢子叶球（雌、雄花）称作 *Cordaianthus*（科达穗），种子扁平，周围一圈边缘称 *Samaropsis*（翅籽）或 *Cardiocarpus*（心籽）（图 18—37，3）。

还有一些也归入科达纲的叶称为 *Noeggerathiopsis*（匙叶）（图 18—37，6），是安加拉温带植物地理区的分子。

科达纲由前裸子植物门古羊齿目演化而来。晚泥盆世已出现，晚石炭世至早二叠世最繁盛，遍及全球各植物地理区，在热带区与鳞木、封印木等同为重要的造煤植物，三叠纪

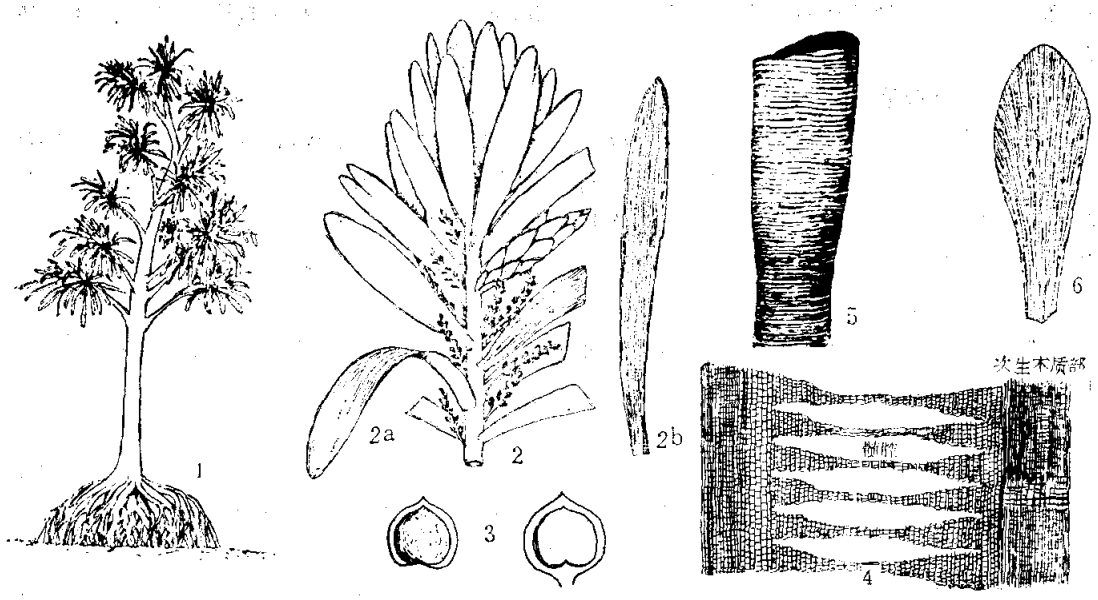


图 18—37 科达纲综合图

1—*Cordaites*（科达）植物体复原图，具高位根（据 Cridland,1964），2a—科达的带叶小枝，着生孢子叶球；2b—具平行脉的单叶（据 Grand—Eury）；3—*Cardiocarpus*（心籽）（据《中国古生代植物》改绘）；4—*Cordaites* 茎的纵切面，示髓及木质部（据Scott）；5—*Artisia*（髓模），科达茎的髓部化石（据 Zalessky）；6—*Noeggerathiopsis*（匙叶）（据 Potonie et Gothan）

有残存，三叠纪后灭绝。

（二）松柏纲（Coniferopsida）

1. 一般特征　松柏纲除少数为灌木外，绝大多数为乔木，单轴式分枝。有的科有长、短枝之分，如雪松、金钱松。真中柱，次生木质部很发达，木质部全为有具缘纹孔的管胞组成，输水力较强，髓心小。

叶小型，弱化，同型或异型，形状简单，鳞片形、锥形、针形、条形或披针形等，各具单脉，一般称之为针叶树，极少数为长椭圆形，具弧形脉。排列方式多样化（图18—38，1）。大多数单个叶着生，松科常几个针叶成簇着生。叶解剖具旱生结构，角质层厚，气孔下陷，叶肉细胞褶皱。

生殖器官除少数外，都成单性的球花（大、小孢子叶球），同株，极少数异株。有性世代雄性精细胞随原生质流动借花粉管进入卵细胞内，较苏铁门和银杏门进化。球果由绕中轴螺旋状或交互对生排列的种鳞组成，每个种鳞的近轴面（腹面）着生一至数粒种子，球果和种鳞的形状和每个种鳞所含种子的数目、形状等是分类的重要依据。

2. 分类　据 T. N. Taylor（1981）、W. N. Stewart(1983）对松柏植物的分类，松柏纲可分为伏脂杉目、松柏目和紫杉目，各目再分若干科。但松柏纲化石，除少数外，大多数分不清植物体各部分关系，故常常仍以分类不明的松柏枝、叶形态属命名。

常见的松柏类枝叶化石在古生代有 *Ullmannia*（鳞杉）（图 18—38,2），属伏脂杉科。叶具二形性，螺旋状排列，欧亚地区二叠纪。*Cupressinocladus*（柏型枝）（图 18—38,3）为柏科枝叶化石，交互对生排列的叶鳞片状。欧亚地区侏罗纪至第三纪，早白垩世最常见。*Podozamites*（苏铁杉）（图 18—38,4）叶椭圆到披针形，弧形脉。稀疏螺旋形排列呈假两

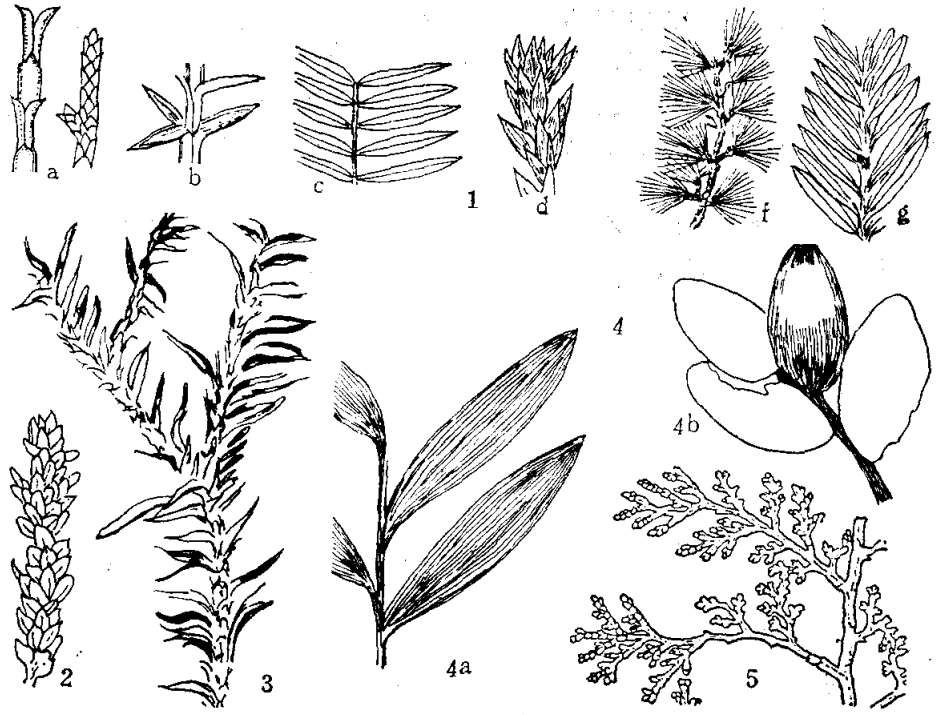


图 18—38 松柏纲综合图

1—松柏纲叶的排列方式：a—交互对生(*Cupressus*)；b—交互轮生(*Juniperus*)；c—两列状(*Metasequoia*)；d—覆瓦螺旋排列 (*Araucaria*)；f—簇生 (*Cedrus*)；g—假两列状 (*Sequoia*)；2—*Ullmannia bronii* Goeppert, P_2；3—*Elatocladus*；4a—*Podozamites. lanceolatus* (L. et H.)Braun, T_3—K_1；4b—*P. renii* Geyler, K_1；5—*Cupressinocladus elegans* (Chow) Chow, K_1 Yabe, J—K_1

列状。晚三叠世至早白垩世北半球常见属。*Elatocladus*(枞型枝)（图 18—38,5)披针形的叶螺旋形排列，基部下延。和现代紫杉科、杉科化石相近。北半球晚三叠世至早白垩世。

3．时代、环境及演化 目前一般认为松柏纲与科达纲同属于由前裸子植物门古羊齿目演化而来的。松柏纲始现于晚石炭世早期，在早二叠世，北半球各地的干旱环境就有古老型的松柏植物，中生代全面繁盛，至新生代松柏纲仍是裸子植物中生存最多的类群。现存松柏纲植物广布于不同纬度和不同海拔高度的平原、山区，有的形成大片的针叶林。特有属及古老孑遗属都集中于太平洋沿岸。我国是松柏植物的主要发源地之一，*Metasequoia*（水杉）、*Taiwania*（台湾杉）和 *Glyptostrobus*（水松）等都是现代仅生存于我国的活化石。

十四、有花植物门(Anthophyta)或被子植物门(Angiospermae)

(一) 一般特征

被子植物是植物界中结构最完善的种子植物。被子意为胚珠包在由心皮（封闭的大孢子叶）形成的子房内，成熟的种子不裸露。世代交替中配子体简化，寄生在母孢子体上。

其有性生殖器官就是花，故亦称有花植物。典型的花结构如图 18—39，1 所示，杯状的花托内由萼片、花冠（由花瓣组成）、雌蕊和雄蕊组成。雄蕊顶的花药内有 4 个花粉囊，雌蕊下部膨大的子房内含胚珠。两性花或单性花，单生或组成各种花序。

当雌、雄蕊成熟后就进入有性生殖阶段，即俗称“开花”，花粉粒（雄性生殖细胞）依靠风力或昆虫带至雌蕊的柱头上，萌发出花粉管，伸入子房，精子由花粉管进入胚珠内与卵结合，胚珠发育成种子，子房发育成包于种子外面的果实。被子植物具特有的双受精作用，即一个精子与卵结合成胚，另一精子与胚囊细胞结合发育成胚乳，它汇合了双亲的优点，提高了生活能力。种子和果实的形状、结构极为多样化。

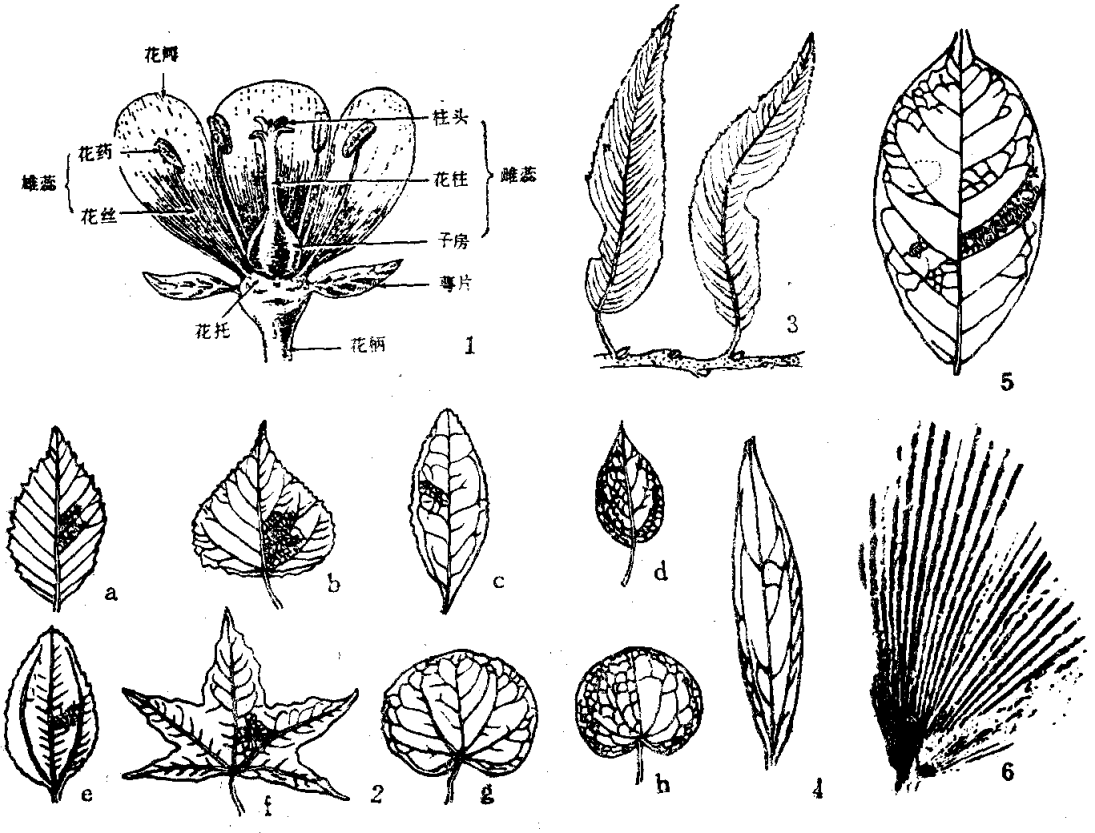


图 18—39　被子植物综合图

1—花的结构；2—双子叶植物的脉序：a—羽状达缘脉序（*Ulmus* 榆）；b—羽状弧曲脉序（*Populus* 杨）；c—羽状环结脉序（*Camellia* 茶）；d—羽状网结脉序；e—三出脉序（*Zizyphus* 枣）；f—掌状脉序，裂片中羽状环结脉（*Liguidambar* 枫）；g—掌状环结脉序（*Cercidiphyllum* 连香树）；h—掌状网结脉序；3—*Salix variaus* Goeppert, R.；4—*Cinnamomum lanceolatum* Heer, E.；5—*Magnolia miocenica* Hu et Chaney, N.；6—*Sabalites niponicus*(Kry.)Endo, R.

被子植物有乔木、灌木、藤本、草本；陆生、水生或寄生；维管束结构最完善，木质部由多细胞的导管为主组成，韧皮部由多细胞的筛管为主组成，它比裸子植物维管束内单细胞的管胞或筛胞运输能力大大增强。单叶或复叶，形态多种多样，有的具托叶，主脉羽状或弧状等，细脉均结成网状。

（二）分类

根据种子内胚的子叶数目分为双子叶纲（Dicotyledones）和单子叶纲（Monocotyledones），二者特征如下：

双子叶纲	单子叶纲
胚具两片子叶	胚具一片子叶
花各部分的数目为5或4的倍数	花各部分数目为3的倍数
主叶脉羽状、掌状，细脉结成重网状	主叶脉条纹状、弧状，少数羽状，有联结细脉
真中柱，维管束有形成层，可次生加粗	散生中柱，无形成层，次生加粗仅在皮层中发生
木本，藤本，草本，主根系	绝大多数草本，须根系

双子叶纲根据花的构造又可分为离瓣花亚纲（Polypetalae）——花瓣分离或缺失；合瓣花亚纲（Sympetalae）——花瓣通常合生。它们各再分若干目和很多科。

（三）双子叶纲（Dicotyledones）

双子叶纲植物叶的形状多种多样，有单叶和各种类型的复叶（一次至二次羽状复叶、三出复叶、单身复叶、掌状复叶）。叶的轮廓、边缘缺裂，顶端和基部的形态类型比蕨类植物复杂得多。其叶脉结构最高级，类型多样化，是鉴别叶子的主要特征。有羽状脉、三出脉、离基三出脉（其中两侧的称侧主脉）、掌状脉（除中脉外，与中脉一起伸出的称基侧脉）等。但最基本的特征是第三次脉及细脉结成复杂网脉。根据侧脉（第二次脉）在叶片中分布情况又可分为达缘脉序（侧脉直达边缘）、弧曲脉序（侧脉伸至近边缘时向前弯曲）、环结脉序（侧脉向前弯曲并互相连接结成沿边缘的环形）、网结脉序（侧脉不达边缘，多次分叉，相互连接成网）（图18—39，2h）。侧脉或第三次脉的疏密，伸出的夹角，有无外脉（自基侧脉或侧脉向外侧分的脉）或间脉（在两侧脉间偶自中脉伸出的脉，常中途消失）；网眼的形状、大小等，在不同的属种中各不相同。

化石代表　属于热带、亚热带型的有 *Cinnamomum*（樟）、*Magnolia*（木兰）等（图18—39，4、5）。温带型有 *Salix*（柳）等（图18—39，3）。

（四）单子叶纲（Monocotyledones）

单子叶植物的形状一般比较简单，叶脉多呈平行或弧形，但在平行脉或弧形脉间仍有横向细脉彼此联结。如 *Sabalites*（似沙巴榈）（图18—47，6）。单子叶植物的花序、果实和种子也可保存为化石。

（五）被子植物的出现和发展

最早的被子植物发现于早白垩世初期，至晚白垩世就迅速广泛分布，很多古老类型的科已出现。第三纪时，由于生活周期短，结构趋向极度简化的草本植物的出现，使得被子植物迅速取代了裸子植物而在植物界中占绝对优势。经过第四纪冰期后，被子植物更显出其优越性。广泛适应于大陆上各种各样的环境，有的甚至又转向水域中生活，并在各种条件下发展出很多新的类型，现代被子植物在植物界占绝对统治地位，已知者已有300余科近30万种。

被子植物最可能是在古热带区内发生，并逐渐向两极发展的。最早的被子植物化石首

先发现于古热带区，以后才在高纬度区陆续有发现；在同一时期内，低纬度区发现被子植物化石的百分比也高于高纬度区。现代属于原始被子植物的各科相当集中地分布于太平洋西岸，尤其在东南亚热带区（为原古热带第三纪植物区）亦说明了这一点。从系统发育的推论和化石出现的顺序等方面，一般认为最原始的被子植物是木兰目，它们由裸子植物演化而来，但何种裸子植物是其祖先类型，众说纷纭，至今仍无确切结论。

十五、植物界演化的主要阶段

植物界与动物界具相同的演化总规律，即由水生到陆生，由低级到高级，从简单到复杂。为了有效地适应陆生环境，生殖器官和维管系统的逐渐完善是植物界进化的主要线索。地史时期植物界可以划分为五个主要演化阶段。

（一）菌藻植物阶段 太古代、元古代至早泥盆世以前，植物界都生活于水中，无器官的分化。前期以丝状藻类为主，后期以叶状藻类为主，并造礁。

（二）早期维管植物阶段 自志留纪末期至早中泥盆世，地壳上陆地面积增大，植物界由水域扩展到陆地。最早的陆生植物以原蕨植物门为主，并有原始的石松门、节蕨门、真蕨门和前裸子门植物，它们的形态、结构特征与原蕨植物相近，可能先后起源于相近的祖先类型——原蕨植物门的莱尼蕨型植物。全部仅适应于滨海暖湿低地。

（三）蕨类和古老裸子植物阶段 自晚泥盆世至早二叠世。植物界以石松门、节蕨门、真蕨门、前裸子门和古老裸子植物的种子蕨门、松柏门的科达纲为主。松柏纲自石炭纪中晚期始现，二叠纪起，中生代型的蕨类和苏铁、银杏类始现。此阶段可再分为两个时期：1.晚泥盆世至早石炭世，古生代植物群面貌基本形成，乔木状植物已较普遍，早石炭世已有小型滨海沼泽森林形成聚煤的物质基础；2.晚石炭世中期至二叠纪，古生代植物群极度发育，是全球的重要聚煤期。

自晚石炭世中期起，植物界因长期适应不同纬度的气候地理条件，逐渐形成不同的植物地理区，至二叠纪分化得最完全，各区具特有的标志植物和特定的生态类型。北半球南部是热带植物地理区，包括欧美植物地理亚区和华夏植物地理亚区。北半球北部是安加拉温带植物地理区，南半球为冈瓦纳温带植物地理区。

（四）裸子植物阶段 晚二叠世（或早三叠世）至早白垩世，植物界以裸子植物的苏铁门、银杏门、松柏纲和中生代型真蕨植物为主。此阶段也可以再分为两个时期：（1）晚二叠世至早、中三叠世，除了南半球外全球大多数地区为干旱气候，中生代植物群开始发展；（2）晚三叠世至早白垩世，为中生代植物群的极度繁盛期，也是中生代重要聚煤阶段。在这个时期，北半球又逐步分化为不同的植物地理区，至早白垩世，全球自北而南分为加拿大—西伯利亚温带植物区；欧洲—中国热带亚热带植物区；赤道植物区；澳大利亚植物区。

（五）被子植物阶段 早白垩世初始现的被子植物自晚白垩世至第四纪，逐步在植物界占绝对统治地位。第三纪是新生代的全球重要聚煤期。自第四纪冰期后，植物界面貌与现代植物界相似。

十六、孢子、花粉简介

孢粉学研究地层中保存的植物的生殖细胞—孢子（菌、藻，苔藓和蕨类植物营无性生殖世代的生殖细胞）和花粉（种子植物的雄性生殖细胞）。孢粉粒个体微小，一般体积仅十几至100μm，形态极为多样化，需在高倍显微镜下研究。孢子、花粉具坚固的外壁，由孢粉素和各种浸胶物质组成，高温、高压和强酸均不能破坏它，在几十亿年前的地层中就保存了孢子。孢粉粒质轻，数量极多，保存机会多而广，除散落植物母体周围外，可被搬运甚远，在红层、无其它化石的“哑层”和近海地层中都能保存。

孢粉分析就是用机械和化学的方法离析并富集岩层中的孢粉粒，经分类鉴定和数量统计，制作出各种反映各类孢子、花粉百分含量及其变化的图、表、曲线。研究它们在地层中的分布规律，结合大植物化石和其它化石资料，用以确定地层时代，推论古气候、古地理和植被类型。

孢粉样品的采集应在测制剖面时同步进行。根据不同的要求确定采样间距，一般为5—10m，也可据岩性、层厚适当增减，界线处应加密。样品必需是新鲜的岩石，重量100—500克，用牛皮纸袋或塑料袋包装。一般灰色至黑色的岩石和具有机质痕迹或植物碎片的岩石中含孢粉多；红色岩石或夹有石膏、岩盐层的岩石常不含或少含孢粉。孢粉粒的沉积速度和细砂岩、粉砂岩相近，因而细砂岩、粉砂岩和粉砂质泥岩中常含有丰富的孢粉。

第十九章　分类位置未定的化石——牙形石(Conodonts)

一、概　述

牙形石（或称牙形刺）是某一类已经绝灭的海生动物的某种器官，其大小一般在0.1—0.5 mm之间，形似齿状，故命名为牙形石。色呈琥珀褐色；随保存时温度变化，颜色可由黑色变为浅灰色。透明或不透明。化学成份主要为磷酸钙，不溶于弱酸。自寒武纪至三叠纪地层中均有发现，因其形体微小，种类繁多，演化迅速，分布广泛，对于地层划分对比和石油勘探极为重要。

二、牙形石类的形态构造及形态分类

（一）牙形石形态构造

牙形石的主要形态有单锥状、齿棒状、齿片状和平台状。根据不同形态将牙形石分为三大类：单锥型、复合型和平台型。

1．单锥型　形如牛角或呈弯曲的齿状，这种牙形石由齿锥（也称主齿）和基部两部分组成（图19—1,1）。齿锥是一个向尖顶逐渐变尖的弯曲的齿状锥，最大宽度位于近基部弯曲处，齿锥表面光滑或饰以纵向的脊线、沟线、肋等，因而齿锥的横切面呈现各种形状，如棱形、透镜形、圆形、近三角形、不规则形等（图19—1，2—6）。基部与齿锥紧密相接，常常明显放宽，内有一个大小不一、深浅不同的圆锥形凹穴，称为基腔或髓腔。其重要代表有*Drepanodus* Pander，1856（镰刺），*Oistodus* Pander，1856（箭刺），*Panderodus* Ethington，1959（潘德尔刺）(图19—1,3,7,8)。

2．复合型　除主齿外还有一个至多个细齿。细齿开始于基部，沿缘脊或侧脊生长。复合型牙形石类的基部成齿棒或齿片状，因而分为两类。齿棒状牙形石类基部呈棒状，窄长，两侧强烈肿大，其上生有分离细齿，主齿大而长，基腔位于主齿之下（图19—2,1—2）；齿片状牙形石类的基部呈片状，薄而高，主齿与细齿等大或稍大于细齿，彼此常愈合（图19—2,3,4）。其重要代表有*Ligonodina* Bassler，1925(锄刺)，*Ozarkodina* Branson and Mehl，1933（奥泽克刺）(图19—2)。

3．平台型　由复合型的基部扩大而成平台状；刺体由平台和齿片组成。齿片位于平台型刺体窄的一端，齿片上的细齿较高，排成一列。细齿延伸到平台上时，这列细齿往往不高，称为隆脊。平台上还可具有横脊、齿瘤等装饰。平台的下面有基腔，根据基腔的宽窄程度，一般分为开阔基腔和狭窄基腔，有的类型基腔很小呈坑状称为基坑或凹窝。在平台的下面有一条突起称为龙脊，与平台上的隆脊相对应。平台型牙形石类主要繁盛于晚古

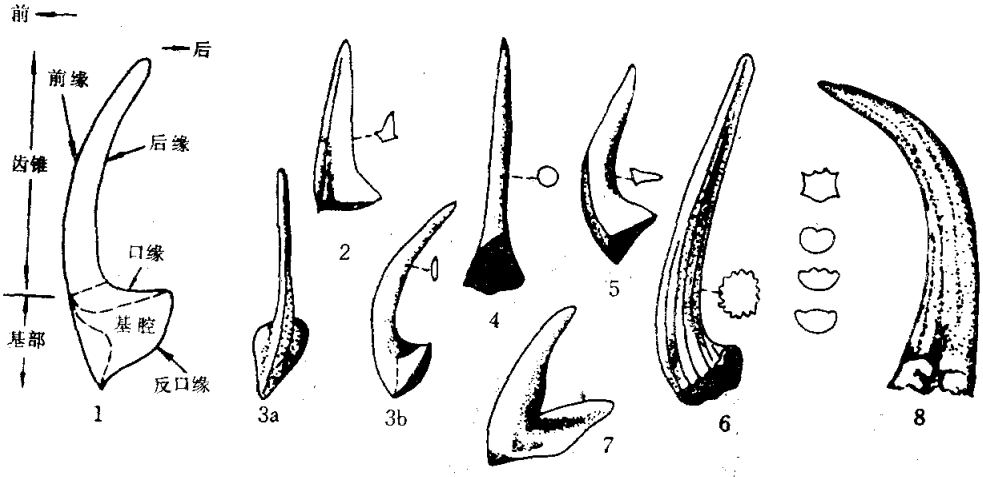


图 19—1 单锥型牙形石类的形态构造及化石代表

1—基本构造名称；2—*Distacodus*，横切面呈棱形，；3—*Drepanodus*，3a，前视，3b侧视，横切面透镜形，O—S；4—*Oncotodus*，横切面圆形，ϵ_3—O_1；5—*Acodus tetrahedron*，横切面近三角形，O_1；6—*Scolopodus rex*，O_1，右侧为该层的不同横切面；7—*Oistodus*，侧视，O；8—*Panderodus*，侧视，O；图1—8均放大

（1—7据M. Lindstrröm，1964；8据K. J. Müller，1978）

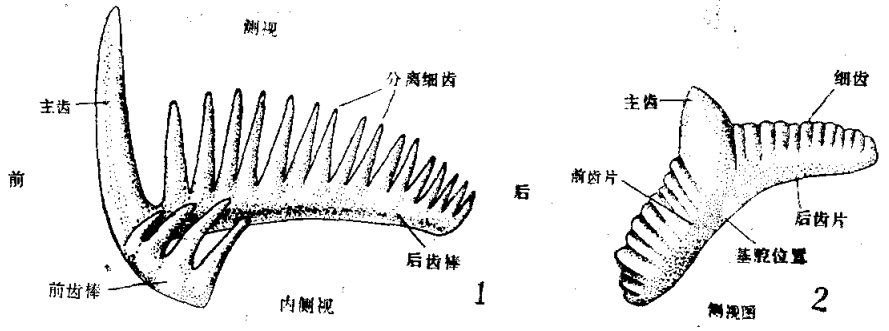


图 19—2 复合型牙形石类的化石代表

（据Hass，1962）

1—齿棒状牙形石类：*Ligonodina pectinata* Bassler，D_3；2—齿片状牙形石类：*Ozarkodina typica* Branson and Mehl，S_2。均放大

生代和三叠纪。其化石代表有*Gondolella* Stauffer and Plummer，1932（舟刺），*Icriodus* Branson and Mehl，1938（贝刺），*Palmatolepis* Ulrich and Bassler，1926（蹼鳞刺），*Polygnathus* Hinde，1978（多颚刺）（图19—3）。

（二）牙形石形态分类

1981年Sweet提出了新的形态分类，他归纳为三类：锥形分子（Coniform element），枝形分子（Ramiform element）和刷形分子（Pectiniform element）。大体上说，锥形分子包括上述的单锥形；枝形分子包括棒状和多枝状牙形石；刷形分子包括齿片状和平台型的牙形石。

（三）牙形石类的定向

由于牙形石类的生物分类位置尚未确定，加之其各种形态构造在体内的功能目前还不清楚，所以它们在生物体内的真实方位不得而知。为了鉴定和描述的需要，现只能人为对

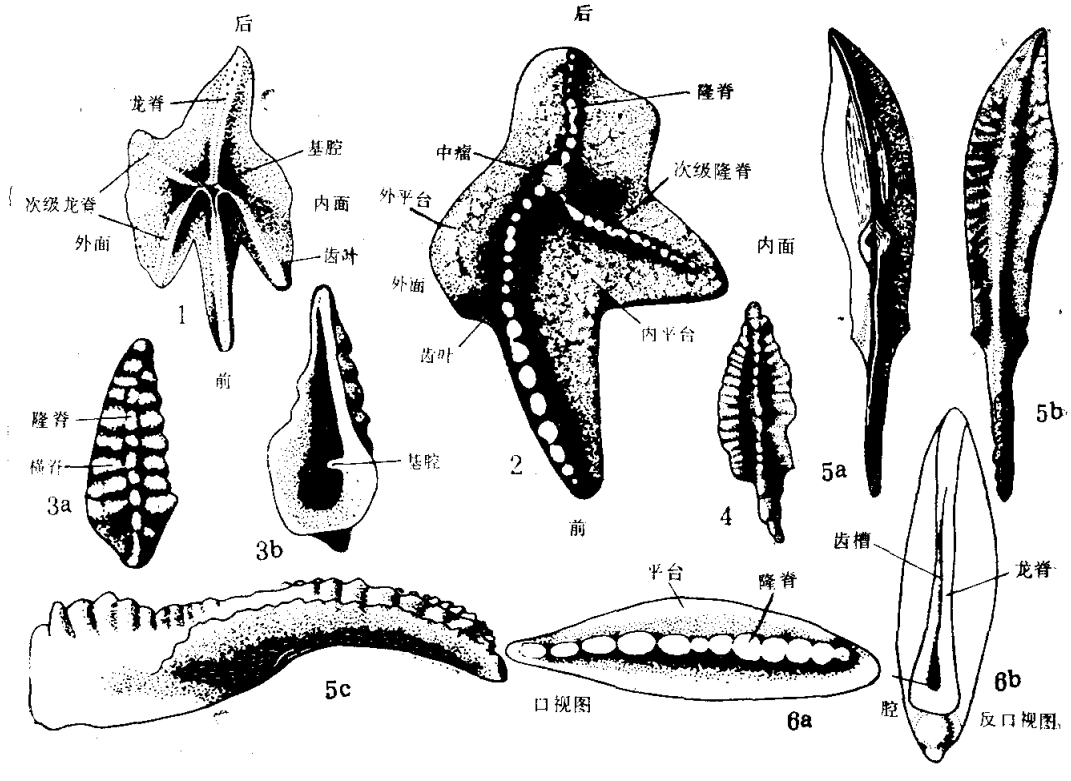


图 19—3 平台型牙形石类化石代表

1—*Ancyrodella* sp. 的反口面，；2—*Palmatolepis perlobata* Ulrich and Bassler之口面，D_3；3—*Icriodus expansus* Branson and Mehl，3a. 口面，3b. 反口面，D_3；4—*Polygnathus inornata* Branson，口面，C_1；5—*Polygnathus pennata* Hinde 5a. 反口面，5b. 口面，5c，侧面，D_3；6—*Gondolella constricta* Mosher et Clark，6a. 口面，6b. 反口面，T_2。均放大

（1—3，据 Hass 1962；4—5据Lindström，1964；6 据王成源、王志浩，1978）

牙形石类加以定向。具细齿的一面称为口面或上面，相反的一面，即具基腔的一面称为反口面或下面。牙形石类的主齿常弯曲，其弯曲的凸面称为前，而凹面称为后。复合型牙形石中如果主齿不弯曲，则根据基腔位置定前后，近基腔的一端为前方，远离基腔的一端为后方；如果主齿不明显，则根据细齿的高低定向，细齿高的一端为前方，低的一端为后方。平台型牙形石类具齿长的一端为前方，平台所在的一方为后方；有时齿长不明显，则细窄的一端为前方，主齿和基腔位于后方。牙形石类的定向除确定口面，反口面，前、后方外，通常还有内、外侧之分，即将牙形石类的前、后连成一条中线，凸的一侧为外侧或外平台，凹的一侧为内平台。根据不同的观察方位，分别称为口面视，反口面视、前、后、侧视等。

三、牙形石群集

在岩层面上有时能观察到不同形态的牙形石分子成对成行地规则排列，似乎保留了含牙形石的动物硬体的面貌，人们将这种牙形石化石的集合体称为牙形石的自然群集（图19—4）。群集标本不多见，已知的群集标本见于泥盆系、石炭系和三叠系，而以石炭系黑色

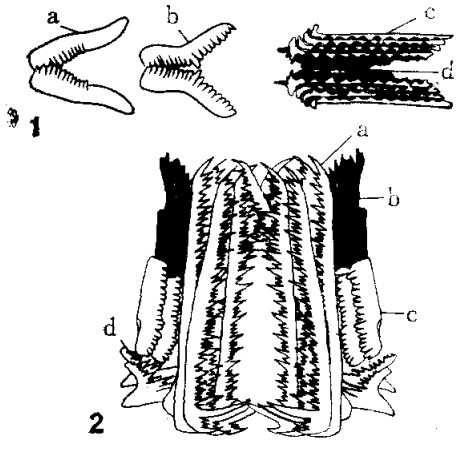


图 19—4 牙形石群集实例
（据Rhodes，1962）
1—*Scottognathus*；a—*Idiognathodus* or *Streptognathodus*；b—*Ozarkodina*；c—*Hindeodella*；d—*Synprioniodina*；2—*Lochriea*；a—*Hindeodella*；b—*Prioniodina*；c—*Spathognathodus*；d—*Neoprioniodus*. 均放大

页岩中最多，这是因为黑色页岩代表静水环境，容易整体保存。群集的研究为牙形石类的自然分类提供了基础。近年来，科学家把从灰岩中分离出来的牙形石分子，根据其相容的比率和形态特征恢复群集，称为多分子分类。

四、牙形石的生物分类位置

关于牙形石的归属问题，不同学者之间分歧很大。七十年代有人在美国蒙大拿州下石炭统熊溪灰岩中发现外形象文昌鱼的软体印痕标本，在其腹部发现成堆的牙形石化石（图19—5）。据此他们把这种含牙形石类的动物定名为牙索动物亚门，归入脊索动物门。八十年代有人在苏格兰爱丁堡北部下石炭统格兰顿砂岩的纹层灰岩夹层中发现另一种动物的软体印痕，在其头部发现三个牙形石群集（图19—6），他们把这类动物命名为牙形石动物门。

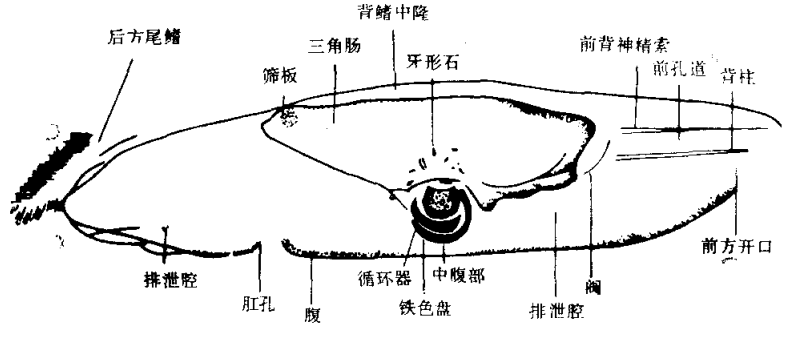


图 19—5 美国蒙大拿下石炭统中发现的含牙形石类化石的一种动物印痕
（据Melton and Scott，1973）

五、牙形石类的地史分布及生态

目前已知最早的牙形石类见于中寒武世，一直延续至三叠纪末。奥陶纪是牙形石类第一个鼎盛时期，早期以单锥型牙形石类为主，中、晚期出现较多的复合型和平台型牙形石类。泥盆纪和石炭纪是牙形石类第二个鼎盛时期，以平台型和复合型为主，尤以平台型占

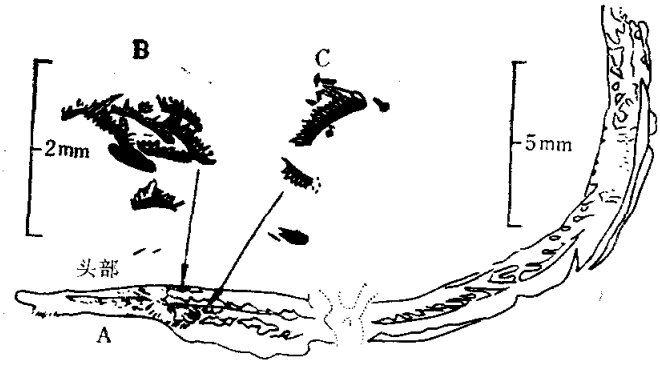


图 19—6　苏格兰下石炭统中发现的含牙形石类化石的一种动物印痕

A—动物印痕，示该动物头部保存的牙形石群集；B、C—牙形石群集放大

（据Eriggs，Clark and Aldridge，1983）

优势。石炭纪与泥盆纪的牙形石面貌有很大区别，出现了一些新的平台型分子，单锥型分子已趋于绝灭。二叠纪牙形石类数量减少，但三叠纪有所回升，以复合型占优势，平台型减少。三叠纪末牙形石类完全消失。曾有报道在非洲白垩纪地层中发现牙形石类，但没有确切的证据。

由于牙形石类在古生代的海相地层中广泛分布，长期以来被认为是远洋浮游动物。近二十年来逐渐认识到有许多牙形石类别对海水深度、盐度和温度等有一定的要求。古生代各时期牙形石类的地理分布表明，平行于古赤道（由古地磁确定的）的地区，化石特别丰富。奥陶纪的牙形石类在北半球可以划分为两个主要动物区：北美-中部大陆区和安加拉-斯堪的那维亚区，两区的化石种差别很大。牙形石类对营养要求不同，其分布能反映不同的生态环境（图19—7）。在深水沉积中牙形石类稀少或不存在，其原因是由于营养的贫乏。

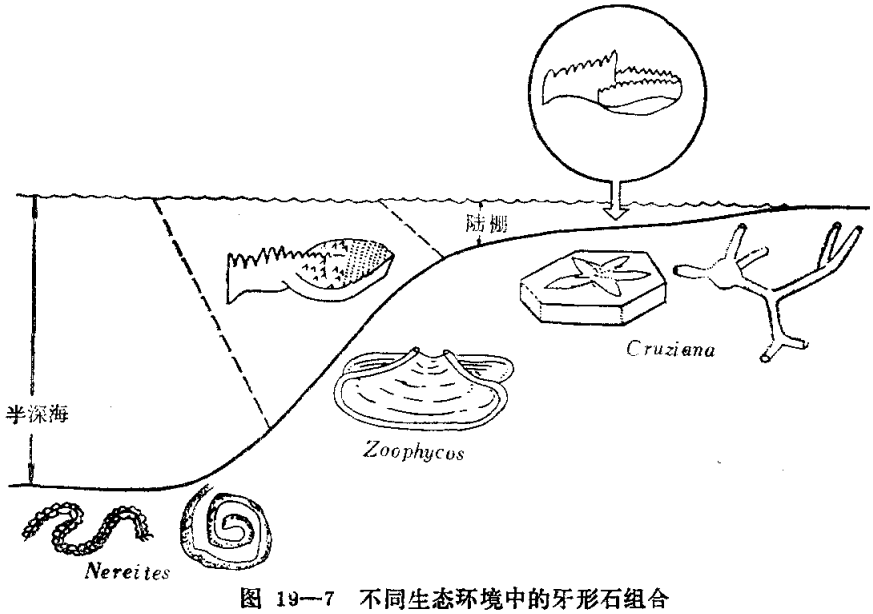


图 19—7　不同生态环境中的牙形石组合

美国犹他州 Oquirrh 组（晚石炭世至二叠纪）中牙形石类与遗迹化石有共生关系，代表一定的沉积环境。*Adetognathus* 在浅水遗迹化石 *Cruziana* 相带中占优势；*Idiognathodus* 主要在较深水的 *Zoophycus* 相带中；半深海盆中未见牙形石类

（据Chamberlain and Clark，1973）

第二十章　遗迹化石 (Ichnofossils)

一、遗迹化石的定义及研究范围

遗迹化石是地史时期各类生物生活活动的证据，包括各种足迹、移迹、潜穴、钻孔、粪化石等。遗迹化石是生物活动成因的各种构造。遗迹化石不仅是地球上生物活动的证据，同时也是沉积环境的指示标志，因此研究遗迹化石对于古生物学、地层学、沉积学和古生态学都有重要的意义。

专门研究地球上生物遗迹的学科称为遗迹学 (Ichnology)，包括现代遗迹学 (Neoichnology)—研究现代生物的遗迹和古遗迹学 (Paleoichnology)—研究地史时期的生物遗迹化石。

二、遗迹化石的分类和命名

遗迹化石和实体化石一样，也可按照国际动物命名法，采用二名法命名。对保存完美、具有清晰形态特征的标本给予正式属、种名称。遗迹化石的拉丁文属名字尾可以加上-ichnus（来自希腊文“ichnos”“轨迹”的意思）以区别于实体化石。

许多学者对遗迹化石的分类曾进行多种途径的尝试，因为遗迹是由生物形成的。所以第一种分类自然是生物的系统分类 (Biotaxonomic classification)，即把各种遗迹同其制造者联系起来，如某种虾类的潜穴，某种恐龙的足迹等等，但困难问题是造迹生物的实体化石很少和它所形成的遗迹化石共同保存。因此许多遗迹化石只能按形态特征加以描述，它们和造迹动物并没有直接联系。要确定造迹的生物，只能根据它们和现代遗迹的相似性加以类比，或者根据遗迹化石的特征进行分析和推断。据此建立的遗迹化石属、种和其它分类单位，不像实体化石那样能够反映系统演化上的亲缘关系。由于上述原因，有些学者建议另一种分类，纯粹根据遗迹的形态特征分类 (Ichnotaxonomic classification)，例如把遗迹分成直管形，分枝形，蛇曲形，辐射形，螺旋形等等，这种分类只根据形态上的相似性，不涉及到生物的亲缘关系，目前应用于遗迹的一般描述。

第三种分类称为保存分类 (Preservational classification) 主要根据遗迹化石同其保存的围岩关系，例如遗迹保存在沉积物表面称表生迹，保存在沉积物之内称内生迹，也可以保存为表面凸起为正型，保存为表面凹沟为负型等等。

第四种分类称为行为习性分类 (Ethological classification)，遗迹化石既是古代生物活动的痕迹，就必然能够反映这些生物生活时期的某些习性。如运动、居住和觅食。塞拉赫(Seilachar,1953)根据遗迹化石对行为习性的反映将其划分为以下五大类别(图 20—1)：1）爬行迹 (Repichnia)；2）居住迹 (Domichnia)；3）栖息迹 (Cubichnia)；4）觅食构造 (Fodinichnia)；5）牧食迹 (Pascichnia)。

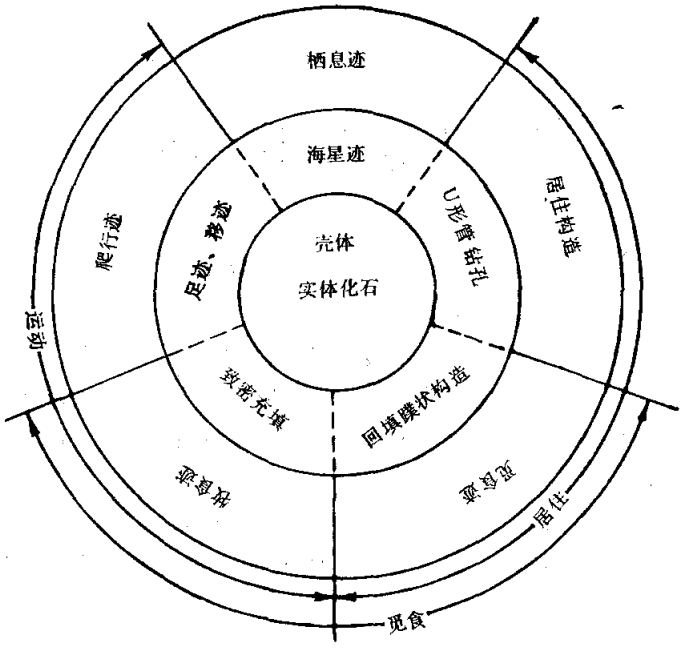


图 20—1 根据行为习性对遗迹的分类

（据A. Seilacher, 1953）

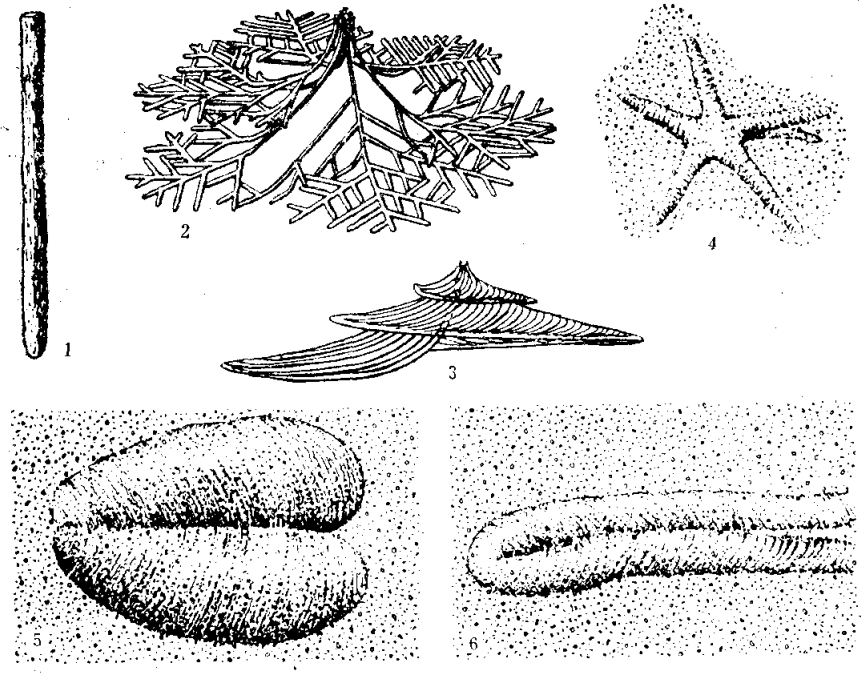


图 20—2 遗迹化石的行为习性分类示意图

（据R. W. Frey, 1975，未按比例尺）

1—垂直地层的柱形潜穴石针迹（*Skolithos*）；2—觅食潜穴系统（*Chondrites*）；3—螺旋形觅食迹（*Zoophycos*）；4—海星五角形栖息迹（*Asteriacites*）；5—三叶虫栖息迹皱饰迹（*Rusophycus*）；6—三叶虫潜穴觅食迹（*Cruziana*）

三、遗迹化石举例

（一）爬行迹——运动形成的遗迹

1．足迹（tracks） 动物留印在松软沉积物表面的脚印、多为脊椎动物两足或四足交替运动所形成的足迹。如果足迹断续排列成行且有方向性称行迹（trackway）。如许多中生代爬行动物或新生代鸟类的足迹等（图20—3）。

2．移迹（trails） 动物蠕动爬行时以其身体的一部分或节肢、疣足等与沉积层面相接触所形成的连续的槽印痕，或光滑或带有各种纹饰。例如蠕形动物，软体动物等形成的移迹。

（二）居住迹

1．潜穴（burrows） 动物在尚未完全固结的沉积物内部，为了居住造成洞穴、孔道，可以是简单的直管、斜管或U形管；有些生物的潜穴内壁是用粘液和碎砂、碎壳构成的衬里（burrowylining）。居住迹特点是管穴坚固耐久，风化后可能突出在表面，内部充填物同母岩不同。

Skolithos Haldamann，1840（石针迹） 垂直于岩层层面的直立管群，或其充填物，管穴互相平行、上下粗细一致，直径1—15 mm，长约数厘米到30 cm，管穴密集或分散（图20—2，1）。前寒武纪—第三纪。

Rhizocorallium Zenker，1836（根珊瑚迹） 简单U形潜穴，并具有蹼状构造，经常与地层层面斜交；U形潜穴的两翼管基本上近于互相平行，偶有上部向外方倾斜或具有侧翼管。U形管的内膜外表常具有许多抓痕细纹，（图20—4）。寒武纪—第三纪。

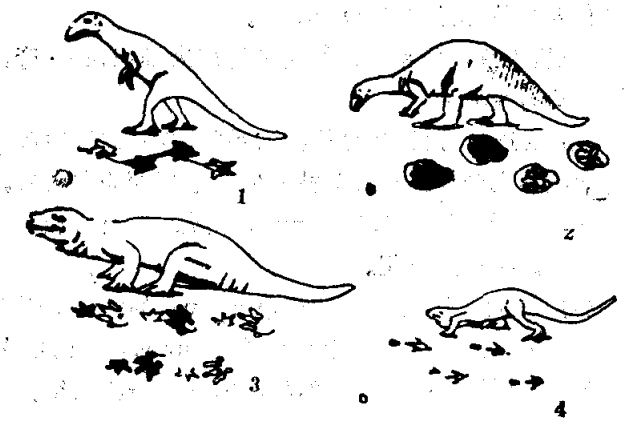


图 20—3 几种三叠纪恐龙足迹复原图
（据W. Sarjeant，1969）

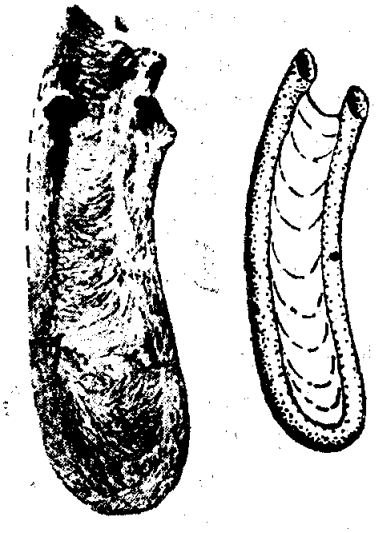


图 20—4 *Rhizocoralium* ichnosp
（据W. Haatzshel，1975）
左—晚白垩世，×0.8；右—晚寒武世，巴基斯坦，原大

Cruziana D'orbigny，1842（克鲁斯迹） 纵向伸延的二叶型潜穴，形成于岩层表面，

为浅的内外肢爬掘凹痕，但多保存为岩层底面的内膜凸起，两排肋形斜脊，近V字形斜交，常被中脊分开，偶有外边缘光滑或颊刺划痕，外形宽 0.5—8 cm，长约 10—20 cm 不等(图20—2,6)。克鲁斯迹被认为系三叶虫在松软沉积中搜集食物的爬迹。同皱饰迹（*Rusophycus*)(图20—2,5) 相似。晚元古代至泥盆—石炭纪。

2．钻孔（boring） 指动物在坚硬的底质上或其它生物硬壳上用机械或化学方法所钻的孔道，多数是为了保护和居住，也有一些是为了捕食或觅食。例如微体菌藻类、海绵动物、蠕形动物、腹足动物、双壳类分别有一部分营钻孔生活；当滨海生物钻孔活动强烈时，岩层中可能形成生物侵蚀作用（bioerosion)。

（三）栖息迹

和居住迹有密切关系的一种临时停留在底部的遗迹，或伺机觅食，或将身体半埋在泥砂内，逃避敌害。栖息迹是动物腹侧较浅的印痕，反映身体轮廓，常见的化石是三叶虫形成的皱饰迹。可以造成栖息迹的动物还有棘皮动物的海星、蛇尾类和双壳动物等。

Asteriacites Schlotheim，1820（海星迹） 五辐射形栖息迹，寒武纪—第四纪（图20—2,4)。

Rusophycus Hall，1852（皱饰迹） 较短的二叶型遗迹，近卵圆形，宽度约相当于长度的1/2—2/3。两侧向前倾斜的横纹，形成宽V字形；中间常见有中沟（图20—2,5)。皱饰迹被认为系三叶虫的停息迹。前寒武纪晚期—泥盆纪。

（四）觅食迹

觅食迹是食泥动物造成的，它们翻耕自己周围的沉积物，吸收有机质。蠕虫动物、双壳动物和部分节肢动物是觅食构造的主要制造者。觅食构造主要是在沉积物内一面吞食泥砂一面排泄废物，对沉积物有一定的改造作用。觅食构造分成两大类：

1．在沉积物中探索性的管穴 动物在富含有机质的地层内形成简单或复杂的潜穴管，管内为食泥动物形成的充填物质。典型代表如丛藻迹（*Chondrites*)。

2．有分选性的食泥动物 将细粒有机质吸收，将粗粒沉积物分选出来堆积在一旁，形成半月形的弯曲的蹼状构造如动藻迹（*Zoophycos*)。

Chondrites Von Sternberg，1833（丛藻迹） 树枝状分枝潜穴系统，分枝成细柱形的粗细一致的潜穴充填。每一个分枝并不穿越其它分枝，垂直分枝潜穴穿过层面为主潜穴，分枝潜穴斜穿层面或趋向于平行层间。潜穴直径粗细从 0.5—5 mm，但每一标本粗细基本相同，分枝的角度相同（图20—2,2)。寒武纪—第三纪。

Zoophycos Massalongo，1855（动藻迹） 大型具蹼状构造（Spreiten）的螺旋形觅食迹，外部形态变化大。在岩层内成叠锥状平展。具中央和边缘细通道（tunnel）和弧度较大的薄板构造，随着向岩层下方延伸，叠锥逐渐扩大（图20—2,3)。寒武纪—第三纪。

（五）牧食迹

牧食迹是一种特殊形式的觅食迹，主要是由活动的底栖食泥动物，沿沉积物表面附近，啃食表层的藻类薄膜或有机质覆盖物，大多是在食物比较贫乏的地区(浅海静水或深海底)沿沉积物界面形成系统重复的蛇曲形，网格形分枝或放射状的遗迹。

Helminthoida Schafhaütl，1851（蠕形迹)(图20—8，24) 蛇曲形通道移迹，蛇曲密集规则，近平行。极度迴曲，但互不相交，1—3 mm 宽，长 10 cm。现在认为是蠕虫类沿层面食泥构造，常见于白垩纪—第三纪复理石相。欧洲、北美、亚洲和南美。

Paleodictyon Meneghini, 1850（古网迹）(图20—5) 大小相同的蜂巢状网格，具有规则的六边形，边缘突起；有4—8条边。各遗迹种的网格构造大小不同，网孔经常小于1 mm到大约50 mm，网孔的边缘0.5 mm至2 mm宽，寒武纪至第三纪，多见于复理石相。

（六）粪化石及粪粒化石

粪化石（Coprolites）是指脊椎动物的成形排泄物。许多粪化石具有一定的形态特征（如旋纹等）。粪粒（fecal pellets）是指无脊椎动物的微小排泄物，微小的粪粒化石有的分节或成片，有的呈纺锤形或椭圆形（图20—6）。

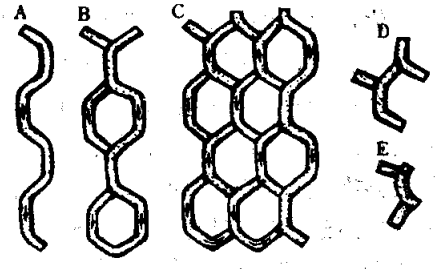


图 20—5 *Palaeodictyon*的发育模式图
（据W. Hantzschel, 1975）

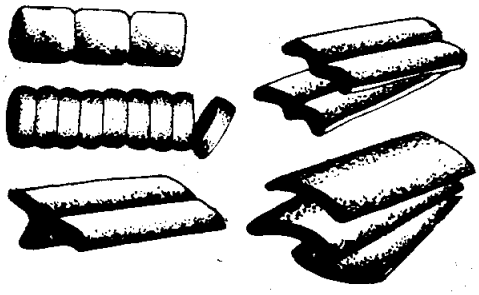


图 20—6 现代海洋中保存的双壳动物粪粒
（据W. Schafer, 1972）
左列自上而下依次为*Cardium*、*Veneruptus*、*Pecten*的粪粒。右列自上而下依次为*Ostrea*、*Mytilus*粪粒片

四、研究遗迹化石的意义

1．古生物学方面的意义　绝大多数的实体化石是由具硬体的生物所形成的，只有在稀有的特殊环境下，才能保存动物的软体部分。然而这些只有软体的生物可以和具硬体的生物一样留下它们生活的遗迹。因此遗迹化石的研究可以填补实体化石研究的空白，为更全面地了解各时代的古生物总貌增添新的宝贵资料。尤其对于寒武系底界上下及前寒武纪后期遗迹化石的研究，可以解决后生动物的进化速度和亲缘关系等问题。

2．地层学方面的意义　遗迹化石往往发现于实体化石缺乏的地层中，因此对于这些地层的划分和对比，它可作为重要的依据，尤其在较小区域内也可以成为划分对比地层的标志层，以其显明构造特征和周围上下的地层相区别。有些遗迹化石是区域划分对比地层的标准化石。例如三叶虫的遗迹化石*Cruziana*（克鲁斯迹）一属中的种，其形状、大小和纹饰各有不同，层位稳定，分布甚广，可以作为划分早古生代地层的根据（图20—7）。

3．遗迹化石的古生态学和岩相学意义　几乎全部遗迹化石都属于原地埋藏（粪化石除外），因此遗迹化石具有原地形成和指相化石的意义，能够利用它们来说明古环境的沉积条件。每个原地埋藏的生物群（包括它们形成的遗迹化石群）都代表一定的生态环境，反映其特有的深度、含盐度、温度、水流强度等环境因素，因此通过总结地层中的遗迹化石组合，可以说明古沉积环境或古地理条件。

赛拉赫（1976）总结了大量的遗迹化石组合，认为从陆地向深海区的遗迹化石组合，

按照水的深度变化可以划分为六个遗迹相，每种相都是以该相中最常见的遗迹化石命名。（见图：20—8）。

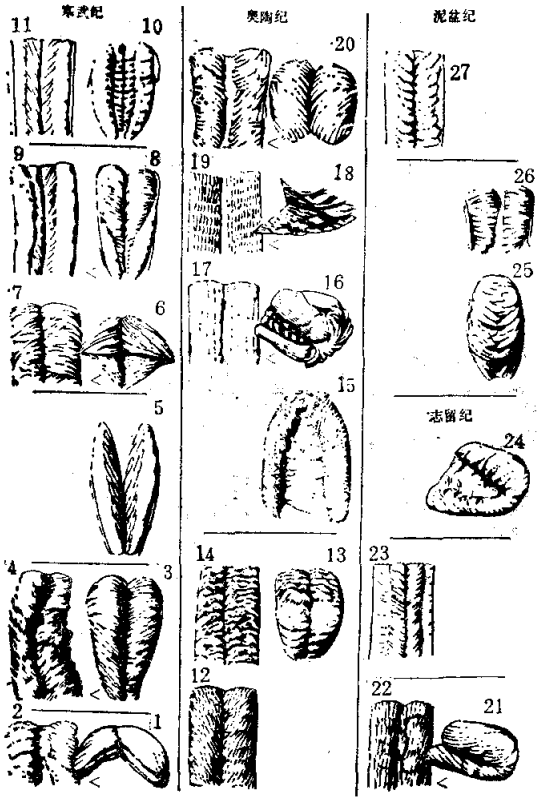


图 20—7 分布在欧洲、北非和东亚各地早古生代砂岩层的三叶虫遗迹化石*Cruziana*（二叶石）

（据A. Seilacher, 1970）

1—5（下寒武统）；6—9（中寒武统）；10—11（上寒武统）；12—14（下奥陶统）；15—20（上奥陶统）；21—24（志留纪）；25—27（泥盆纪）

（1）*Scoyenia*（斯考因迹）遗迹相　潮间带以上的非海相，多为红层，往往是岩性单一的厚层含有脊椎动物的足迹，节肢动物的爬行迹等。*Scoyenia*是一种简单潜穴，外表具绳状纹饰。

（2）*Skolithos*（石针迹）遗迹相　滨海地区潮间带。由于盐分和温度日夜不断变化，水底泥砂经常被波浪和潮汐作用冲刷和移动，沉积和侵蚀作用迅速，生活在这个地带的动物多数以保护自己藏身为主要目的。它们掘穴居住为主，潜穴生物多数具有简单垂直的管或U形管，居住在其中的造迹生物有甲壳动物、软体动物、蠕虫动物和腕足动物舌形贝等。

（3）*Glossifungites*（舌菌迹）遗迹相　滨海区岩石海岸侵蚀地形，多为古代地层中的古海岸线侵蚀面、悬崖等，经过长期侵蚀作用，在半固结的海底上形成各种动物的居住洞穴。由于强烈的波浪和潮汐作用的侵蚀，除去一些紧贴在岩石上固着生活的硬壳动物（如牡蛎）以外，只有在岩石上钻孔居住的动物遗迹留下钻孔及洞穴。

（4）*Cruziana*（克鲁斯迹）遗迹相　滨海区以下稍深的浅海区，大致相当陆棚上部位置。这个地区的海水盐分正常，温度随季节而变化。海水中氧的含量丰富，水流除风暴以外，基本上稳定。因此居住在这个区域的生物以底栖动物为主，种类较多，可以形成各种栖息迹及爬行觅食迹。许多潜穴动物造成倾斜或近水平的觅食管孔或半埋在底部泥砂中的“摄食坑，这种遗迹相多在陆缘浅海的地台区发现。

（5）*Zoophycos*（动藻迹）遗迹相　陆棚向半深海的过渡地区和古盆地的斜坡部分。海水含氧量稍低，其下间有浊流沉积发生，水流及波浪影响较小，在这些较深水的沉积物表层，含有丰富的有机质。这里生活的动物以蠕虫类为主，分异度低，它们沿沉积层表面觅食，吞食底层淤泥并吸取营养，因此这个相区以沿层面牧食迹为主。

（6）*Nereites*（拟砂蚕迹）遗迹相　半深海和深海区，具有远洋和浊流沉积物。这里海水中含氧量低或缺氧，生物稀少。它们在生活中保护作用不是最主要的，重要的是在淤泥表面寻找大量的食物，或以降落在海底的腐败尸体为食物。因此沿层面如何有效的“采掘”周围的有机质时形成了各种表层啮痕，其中多数是蠕虫类、软体动物、节肢动物及某

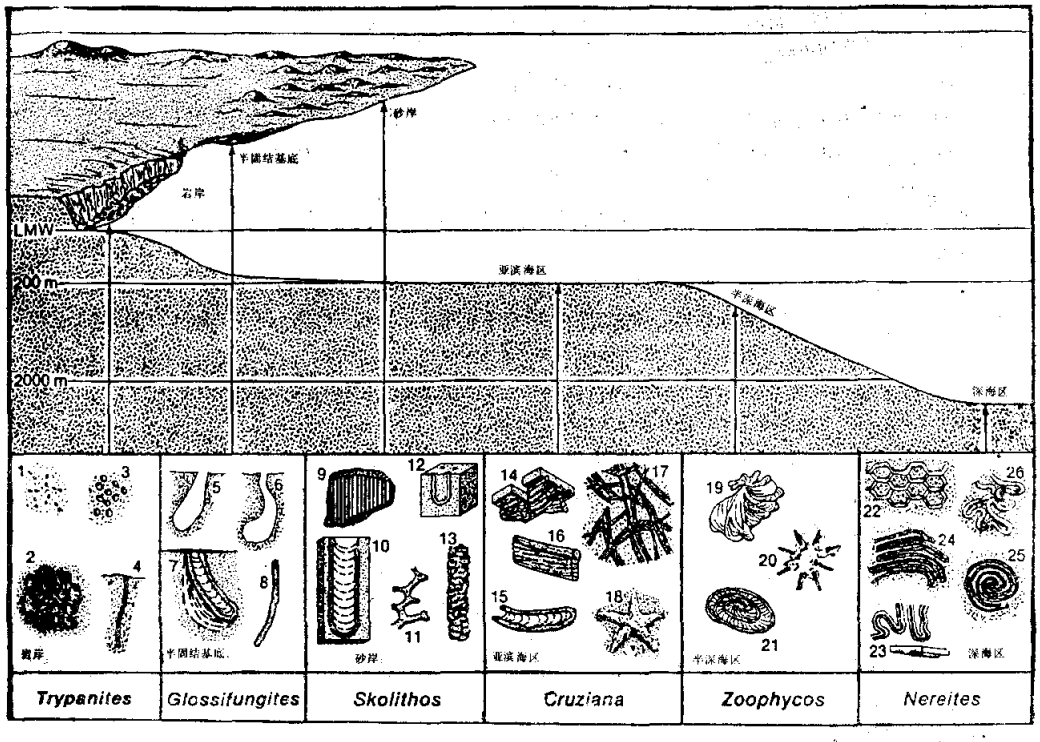


图 20—8 遗迹相的海洋深度分带模式图

（据 P. Crimes, 1975）

1—*Polydora*钻孔；2—*Entobia*；3—海胆钻孔；4—*Trypanites*；5、6—双壳类石筍*Pholadid*钻孔；7—*Diplocraterion*（双杯迹）；8—无衬里的蠹潜穴；9—*Skolithos*（石针迹）；10—*Diplocraterion*（双杯迹）；11—虾类分枝潜穴*Thalassinoides*；12—*Arenicolites*U形潜穴；13—*Ophiomorpha*（蛇形迹）；14—*Phycodes*分枝潜穴；15—*Rhizorallium*（根珊瑚迹）；16—*Feichichnus*（墙迹）；17—*Crossopodia*（爬行迹）；18—*Asteriacites*海星迹；19—*Zoophycos*（动藻迹）；20—*Lorenzinia*（洛伦兹迹）；21—*Zoophycos*；22—*Paleodictyon*（古网迹）；23—*Taphrhelminthopsis*（沟蠕形迹）；24—*Helminthoida*（蠕形迹）；25—*Spirohaphe*（螺线迹）；26—*Cosmorhaphe*（丽线迹）

些深水棘皮动物（如海参）形成的复杂网状、螺旋状爬行迹兼觅食迹。*Nereites* 遗迹相多在深海槽区发现。

经过古生态学家们多年来在广大地区对遗迹化石的发现和研究，证明赛拉赫的上述遗迹相的划分基本上是合理的。但是关于 *Zoophycos*遗迹相的深度，有些著作已经证明并非限于次深海，*Zoophycos* 属也可以在浅海环境中发现。近年来对遗迹相的研究仍有补充，如在滨海岩岸地带及礁体，硬底，石质基底上创建的钻孔*Trypanites*遗迹相（Frey和Seilacher，1980），在木质木头上钻孔形成的船蛆（*Teredolites*）遗迹相（Bromeley 等，1984），并且证明遗迹相的分布并非完全由水深这一因素所控制，其它因素如盐分（陆相、淡水、微咸水和正常海）和沉积物的性质（软基底、半固结基底和硬基底等）也是重要的控制因素。

主要参考文献

门凤歧、赵祥麟主编，1983，古生物学导论。地质出版社，北京。

中国科学院地质古生物研究所，中国鳞鳃类化石编写小组编著，1976，中国鳞鳃类化石。科学出版社，北京。

盛金章、杨敬之、俞昌民等，1962—1976，中国各门类化石：中国的鏢类、苔藓虫、珊瑚化石、三叶虫、介形类化石、腹足类化石头足类化石。科学出版社，北京。

中国科学院西藏科学考察队，1975，珠穆朗玛峰地区科学考察报告（1966—1968）古生物第一分册。科学出版社，北京。

王钰、金玉玕、方大卫编著，1964，中国腕足类化石（上、下册）。科学出版社，北京。

王鸿祯、何心一、陈建强等著，1989，中国古生代珊瑚分类演化及生物古地理。科学出版社，北京。

王成源著，1987，牙形刺。科学出版社，北京。

孙卫国、侯先光，1987，云南澄江早寒武世水母化石。古生物学报，第 26 卷，3 期。

刘志礼，1990，化石藻类学导论。高等教育出版社，北京。

乐森玾，吴望始，1964，珊瑚化石，科学出版社，北京。

卢衍豪，钱义元、朱兆玲，1963，三叶虫，科学出版社，北京。

杨遵仪、郝诒纯、陈国达，1957，古生物学教程，地质出版社，北京。

杨遵仪、徐桂荣著，1966，贵州中部中上三叠统腕足类。中国工业出版社，北京。

武汉地质学院古生物教研室编著，1980，古生物学教程，地质出版社，北京。

武汉大学、南京大学、北京师范大学合编，1978，普通动物学，人民教育出版社。

何心一、徐桂荣等编，1987，古生物学教程。地质出版社，北京。

杨式溥，1990，古遗迹学。地质出版社，北京。

陈丕基、沈炎彬著，1985，叶肢介化石。科学出版社，北京。

杨式溥、李凤麟、张席禔、殷鸿福，1963，古生态学。中国工业出版社，北京。

杨敬之、陆麟黄，1965，苔藓虫化石。科学出版社，北京。

吴汝康，1976，人类的起源和发展。科学出版社，北京。

谭光弼主编，1982，古生物学简明教程。地质出版社，北京。

北京地质学院古生物教研室编，1964，古植物学附孢粉分析。中国工业出版社，北京。

侯佑堂，陈德琼编著，1962，中国的介形虫，科学出版社，北京。

李星学、周志炎、郭双兴编著，1981，植物界的发展和演化。科学出版社，北京。

林宝玉、池永一等著，1988，床板珊瑚形珊瑚，一、二。地质出版社，北京。

齐文同，1989，六射珊瑚。科学出版社，北京。

张文堂，1987，澄江动物群及其中的三叶虫。古生物学报，第 26 卷，第 3 期。

张永铭、刘冠邦、边立曾等编，1989，古生物学（上、下册），地质出版社，北京。

俞昌民，1988，广西桂林晚泥盆世法门期葵盘石类。古生物学报，27 卷，第 2 期。

郝诒纯等，1980，有孔虫。科学出版社，北京。

盛金章、张遴信、王建华，1988，鏢类。科学出版社，北京。

董得源著，1987，层孔虫。科学出版社，北京。

穆恩之、陈旭编著，1962，中国的笔石。科学出版社，北京。

A. H. 克里什托弗维奇，1957，古植物学。（姚兆奇、张志诚等译，1965），中国工业出版社，北京。

A. A. 塔赫他间，1965，（匡可任等译），高等植物。科学出版社，北京，1963。

A. S. 福斯特，et E. M. 吉福特，Jr. 1974，维管植物比较形态学。（李正理等译，1983），科学出版社，北京。

D. M. Raup and S. M. Stanley（劳普、斯坦利），1971，Principles of Paleontology（古生物学原理），（武汉地质学院古生物教研室译，1978），地质出版社，北京。

D. V. Ager（阿格尔）著，1963，古生态学原理。（王仪诚译，1981）科学出版社，北京。

J. A. 莫伊一托马斯，R. S. 迈尔斯著，1971，古生代鱼类。（刘宪亭等译），科学出版社，北京。

藤冈一男编，1978，新版古生物学（四）。日本朝仓书店。

浅野清等编集，1973—1974，（新版）古生物学。Ⅰ—Ⅳ卷，日本东京。

埃尔特曼，1952，花粉形态与植物分类。（王伏雄、钱南芬译，1962），科学出版社，北京。

柯伯特E. H.，1969，脊椎动物的进化。（周明镇等译，1976，）地质出版社，北京。

盖格尔P. Φ. 1957，古生态学概论，（王立文、蒋福新译，1959），地质出版社，北京。

Babin, C., 1980, Elements of Palaeontology. John Wiley & Sons.

Boardman, R. S., Cheetham, A. H., Rowell, A. J. (edit.)1987, Fossils Invertebrates. Blackwell Scientific Publications.

Clarkson, E. N. K, 1979, Invertebrate Palaeontology and Evolution. George Allen & Unwin.

Cox, L. R. *et al.*, 1969, Treatise on Invertebrate Paleontology, part N, Mollusca 6, Bivalvia.

Ekdale, A. A., Bromley, R. G., Perberton, S. G., 1984, Ichnology. The use of Trace fossils in Sedimentology and Stratigraphy.

Hallam, A., 1978, Patterns of Evolution, as illustrated by the fossil record, Development and Stratigraphy in Palaeontology and Stratigraphy, 5, Elsevier.

Hill, D. 1956, Rugosa. In Moore, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. F. Coelenterata.

Hill, D. 1981, Rugosa and Tabulata, In Robison, R. A. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part, F. Coelenterata. Supplement 1. Vol. 1—2.

House, M. R. and Senior, J. R., 1981, The Ammonoidea. The Evolution, Classification, Mode of Life and Geological Usefulness of a Major Fossil Group. Academic press. London and New York. Kuhn-Schnyder. E. and Hans Rieber, 1986, Handbook of Paleozoology. The Johns Hopkins University press.

Lehmann, U. (Translated by Janine Lettan), 1981, The ammonites——Their life and their World. English edition Cambrige University press.

Lehmann, U. and Hillmer G. (Translated by Lettan, J.), 1983, Fossil Invertebrate. Cambridge University press, London, New Rochelle.

Loeblich, A. R. et Tappan, H. 1974, Recent advance in the Classification of the Foraminifera. Foraminifera Vol. 1.

———et———, 1984, Foraminiteral genera and their classification. Van Nosterand Reinhold Company, New York.

Moore, R. C., Teichert, C. (directed and edited): 1955—1964, Treatise on Invertebrate Paleontology, part E, I, K, L. Geol. Soc. America and Univ. Kansas.

Moore, R. C. (ed.): 1965, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H. Brachiopoda.

Moore, R. C. (ed.): 1955, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part V. Graptolithina.

Moore, R. C. (ed.): 1959, Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O, Arthropoda 1.

Moore, R. C. (ed.): 1969, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4.

Moore, R. C. (ed.): 1964, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2, Sarcodina, Chiefly"Thecamaebians"and Foraminiferida.

Raup, D. M. and Stanley, S. M. 1978, (Second)Principles of Paleontology.

Shrock, R.R.and Twenhofel, W.H.1953, Principles of Invertebrate Paleontology.

Stewart, W. N., 1983, Paleobotany and the evolution of Plants.

Tasch, P. 1980, Paleobiology of the Invertebrates, data retrieva from the fossil record. John Wiley and Sons, Inc., New York-Syndney-Toronto.

Weyen, S. V., 1987, Fundamentals of Paleobotany.

Wells, J. W., 1956, Scleractinia. In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F, Coelenterata.

Сарычева, Т. Г. (ред), 1960, «Основы Палеонтологии——Брахиоподы». Изд. Акад. Наук, СССР.

Руженчев, В. Е. (Ответ), 1962, Моллюски-Головоногие I «Основы Палеонтологии» Том. 5.